[Mittheilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel. 15. Bd. 1. Heft. 1901.]

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

»Und aber nach fünfhundert Jahren
»Kam ich desselbigen Wegs gefahren.«
Rückert.

Mit Tafel 1—15.

18. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Thatsächliches.

Einleitung.

Es herrscht eine seltene Übereinstimmung bei den verschiedenen Autoren, welche die Embryologie der Selachier bearbeitet haben, in der Angabe, dass die Urwirbelbildung in der späteren Occipitalgegend anfange, von dort erst caudalwärts, danach rostralwärts fortschreite, und dass die Größe der Urwirbel rostralwärts zunehme. Man hat sich ebenso übereinstimmend damit begnügt, diese vermeintliche Thatsache zu betonen, ohne zu fragen, ob in derselben irgend ein tieferer Grund zu erkennen sei — offenbar war man von vorn herein geneigt, an eine Congruenz der Mesomerie mit der Branchiomerie zu glauben, wie sie ja seit Jahren von der vergleichenden Anatomie gelehrt und auch noch heute mehr oder weniger bestimmt festgehalten wird; über die etwas complicirten Verhältnisse des Vorderkopfes aber tröstete man sich mit dem Zweifel, dass auf ihn überhaupt die Metamerie keine Anwendung finde — auch darin der alten Lehrmeisterin folgend, die den ehrwürdigen Begriff des Primordialcraniums nicht leichten Herzens aufgeben wollte, dann aber, als sie schließlich den andrängenden Argumenten der Ontogenie weichen musste, sich eine zweite Vertheidigungslinie schuf in der Doctrin der paläocranialen und neocranialen Bestandtheile des Kopfes.

Van Wijhe, in gewissem Sinne der Vater der modernen Somitlehre des Wirbelthierkopfes, sprach als ersten Satz seiner Doctrinen aus (1 pag. 4): »Zum Beweise, dass die Somite des Kopfes denen

des Rumpfes gleichzustellen sind, führe ich an: 1) dass die Länge der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält. Diese Länge nimmt vom Schwanz, wo die Somite am kürzesten sind, allmählich zu, so dass das zweite Kopfsomit länger ist, als eins der folgenden. Das erste macht eine Ausnahme, denn es ist verhältnismäßig sehr kurz, wenigstens wenn man seine vordere Verlängerung nicht mitrechnet.«

Abgesehen von der Frage, ob ein gleiches Verhalten der Somitlänge im ganzen Körper einen wirklichen Beweis für die Gleichstellung derselben abgebe, fällt sofort die von Van Wijhe selbst gesetzte Ausnahme des ersten Somits auf, und die Betonung der relativen Zunahme der Somitlänge von hinten nach vorn. Prüft man aufmerksam den Thatbestand an Embryonen der verschiedenen Selachier-Arten und derselben Arten in verschiedenen Stadien, so wird die van Wijhe'sche Position dieses Satzes schon bei oberflächlichem Augenschein zweifelhaft erscheinen, denn die Somite des Schwanzes und des Rumpfes sind bei Embryonen von 3—10 mm Länge in den meisten Fällen beträchtlich kleiner, als die sogenannten Occipitalmyotome, und vergleicht man gar die Somitbildung der *Torpedo*-Embryonen am Kopf, wie sie zuerst durch mich und danach durch Killian (2) und Severtzow (3) festgestellt worden ist, so ergiebt sich ein geradezu umgekehrtes Verhältnis.

Nun hängt freilich die Feststellung der Zahl dieser Kopfsomite von den Kriterien ab, die der jeweilige Beobachter anwendet; während frühere Autoren und von den speciellen Ontogenetikern der Selachier in neuerer Zeit noch Rabl (4) dem Vorderkopf überhaupt jede Somitbildung absprechen, sind die meisten Anderen sehr verschiedener Auffassung über die Anzahl der metaotischen eben so wie der prootischen Metameren — es scheint aber immerhin doch möglich, über ein gewisses Minimum der in die Bildung des Wirbelthierkopfes aufgegangenen Somite zu einer Übereinstimmung zu gelangen, wenn es auch vielleicht nicht gelingen wird, das Maximum festzustellen [1].

Müsste es aber bei einer solchen Relativität sein Bewenden haben,

[1] Wenn ich Abstand davon nehme, auf die in dem letzten Decennium erschienene umfangreiche Litteratur, die sich mit dem »Kopfproblem« beschäftigt, in der vorliegenden Publication einzugehen, so geschieht es, weil eine solche Discussion erst fruchtbringend ausfallen kann, wenn ich die in Vorbereitung begriffene Arbeit über den Vorderkopf beendet haben werde. An dieser Stelle beschäftigen mich nur einige wenige ontogenetische Arbeiten, hauptsächlich aber eine Auseinandersetzung mit den Resultaten, Doctrinen und dem principiellen Standpunkt der vergleichenden Anatomie.

so wird es gewiss wichtig sein, besonderen Nachdruck auf die Ermittelung der Gründe zu legen, die zwar ein Minimum, aber kein Maximum festzustellen erlauben — und dadurch den Geheimnissen des morphogenetischen Geschehens bei der Bildung des Kopfes an der Hand der beobachtbaren ontogenetischen Processe näher zu treten.

Schon in der 15. Studie, in welcher ich zuerst die sehr viel größere Zahl der Kopfsomite der *Torpedo*-Embryonen hervorhob, deutete ich in einer Anmerkung auf pag. 339 an, »dass auch hinter der Ohrblase Somitverschmelzung stattfindet und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren«. Da nun in den letzten Jahren von der vergleichenden Anatomie ein ganz besonderer Nachdruck auf die Feststellung der Zahl, Lagerung, Innervirung etc. der sog. Occipitalsomite gelegt und darauf weitgreifendste Lehren gegründet worden sind, so habe ich es für geboten gehalten, an einem möglichst umfangreichen Material die einschlägigen Thatsachen der Selachierontogenese festzustellen, darauf gestützt aber eine Kritik der Lehren zu unternehmen, welche von der vergleichenden Anatomie mit dem wiederholt ausgesprochenen und nachdrücklich betonten Anspruch hingestellt worden sind, bei schwierigen morphologischen und phylogenetischen Problemen eine zuverlässigere Führerin zu sein, als die Ontogenie.

Und da von Fürbringer, der am lautesten diesen Anspruch erhebt, zugleich auch die bei Weitem vorzüglichste und ausgeführteste Monographie »über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie« (5) herrührt, so habe ich für meine eigene Arbeit, und um das Verständnis zu erleichtern, die Benennungsweise angenommen, die von Fürbringer zur Bezeichnung derjenigen Somite und Nerven angewandt wird, um deren morphologisch richtige Deutung eben gerungen wird, und bezeichne die spino-occipitalen Somite und ihre zugehörigen Nerven mit den Buchstaben des rückläufigen Alphabets: x, y, z, w etc. etc. Diese Fürbringer'sche Bezeichnungsweise ist vor mir schon von Braus (6) adoptirt worden in seinen »Beiträgen zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven«. Diese Arbeit von Braus ist für das behandelte Problem eben so wichtig, wie die Fürbringer'sche, weil sie bereits den Weg der Ontogenese beschreitet und auf demselben zu anscheinend bedeutungsvollen, wenn auch, wie ich zu erweisen hoffe, weder abschließenden noch auch endgültigen Resultaten gelangt ist.

Meine ontogenetischen Untersuchungen haben sich über ein ziemlich vollständiges Material von *Mustelus laevis* und *vulgaris*, *Torpedo ocellata* und *marmorata*, *Pristiurus*, *Scyllium canicula* und *catulus* und über weniger vollständige, zum Theil nur einzelne Stadien darstellende Schnittserien von *Acanthias*, *Scymnus*, *Centrina* und *Raja asterias* erstreckt. Auch ist es mir vergönnt gewesen, einige Embryonen von *Heptanchus cinereus* zu untersuchen, in der Größe zwischen 7—23 mm; leider ist ihre Conservirung nicht so gelungen, wie es wünschenswerth gewesen wäre; immerhin geben sie über manchen zweifelhaften Punkt Aufschluss, enttäuschen aber über vieles Andere, was man herkömmlicher Weise von den Notidaniden als den »primitivsten Formen« erwartete.

Die Darstellung meiner eigenen Befunde beginne ich mit der Beschreibung der Somitbildung bei den beiden Arten von *Mustelus*, als den klarsten Vertretern des einen Typus der Occipitalurwirbelbildung, und weil sich dieser Typus eng an die Verhältnisse anschließt, welche Braus von *Spinax niger* geschildert hat. Leider habe ich Embryonen dieses eben genannten kleinen Selachiers nicht erhalten: obwohl das Thier in Neapel durchaus nicht selten ist, gehören seine Embryonen doch zu den Desideraten, die auch eine so gut ausgestattete Anstalt wie die Zoologische Station zu beheben nicht im Stande gewesen ist.

Um die Nachprüfung meiner Angaben zu erleichtern, habe ich vielfach die Präparate meiner Sammlung angegeben, welche hier in Neapel von Jedermann eingesehen werden können.

A. *Mustelus laevis.*

Bei *Mustelus laevis* sieht man die Urwirbelbildung eines in Sagittalschnitte zerlegten Embryos von 1,3 mm (XXVIII 626) bereits so weit im Gange, dass fünf Urwirbel auf der hinteren Hälfte des Körpers deutlich von einander geschieden sind. Der vorderste dieser fünf Urwirbel liegt etwa gerade auf der Mitte zwischen Kopf- und Schwanzende des Embryos, ist der längste derselben und scheint es auch zu bleiben bei der späteren Zunahme der Zahl der Urwirbel caudalwärts, und so lässt er sich feststellen als derjenige Occipitalurwirbel, welcher nach der Terminologie Fürbringer's und Braus' mit dem Buchstaben *u* bezeichnet werden müsste, weil der letzte Ast des Vagus resp. der caudale Rand der Vagusplatte in späteren Stadien über den gleichnamigen Urwirbel außen hinweg

zieht, und auf ihn noch fünf weitere Occipitalurwirbel folgen, ehe die an sich kleineren Rumpfurwirbel anfangen, von denen aus später die Vorniere ihren Ursprung nimmt.

Der Urwirbel *u* ist also bei Beginn der Segmentation des Mesoderms der erste und größte, deutlich isolirte Urwirbel. Vor ihm sieht man mit vollkommener Deutlichkeit einen noch größeren Mesodermabschnitt *t* von durchaus urwirbelartiger Structur liegen — nur ist er an seiner vorderen Grenze nicht frei, vielmehr mit dem daran stoßenden Mesoderm continuirlich verbunden. Aber die Disposition der Zellen und Kerne und die Höhle im Inneren lassen keinen Zweifel daran bestehen, dass es sich um einen urwirbelartigen Abschnitt handelt. Seine Verbindung mit dem Mesoderm des Vorderkopfes lässt noch deutlich an der Configuration seiner Zellen die virtuelle Grenze seines Vorderrandes erkennen, de facto setzen sich aber an dieselbe nach vorn hin ähnliche Abschnitte des Mesoderms an, die aber nicht mehr so bestimmt abgegrenzt oder gar oval geformt sind. Das ganze vordere Mesoderm ist vielmehr eine zusammenhängende, aus unregelmäßig gelagerten Zellen bestehende Masse, welche indess dorsal, ventral und medial eine Menge mehr oder weniger flache Einschnitte erkennen lässt, zwischen denen die Zellen so angeordnet sind, dass sie bald hier bald dort die eigenthümlich concentrische Anordnung der Urwirbelwandungen andeuten, aber meist in sehr viel kürzeren Abschnitten, als jene eben beschriebenen Occipitalurwirbel *u* und *t*. Caudalwärts folgen auf *u* die vier Urwirbel *v*, *w*, *x*, *y*, von denen *w* eben so groß wie *v* ist, während *x* etwas kleiner und *y* noch etwas kleiner ist. Nach *y* ist das Mesoderm caudalwärts noch nicht segmentirt.

Bei einem um wenig größeren, gleichfalls sagittal geschnittenen Embryo (XXVIII 625) (Taf. 1 Fig. 1—9) kann man bereits eine weiter reichende Differenzirung erkennen. Nicht nur ist caudalwärts der Urwirbel *x* und der Urwirbel 1 abgetrennt worden, sondern auch frontalwärts sind wesentliche Veränderungen aufgetreten. Vor *u* befindet sich ein ganz kleines, mit *u* in Contact stehendes Klümpchen Mesodermzellen, das zwar zugleich auch mit *t* in Contact steht, aber dennoch den Eindruck eines ganz kleinen, selbständigen Urwirbels macht, der indess, so zu sagen, in Gefahr steht, von *u* oder *t* annectirt zu werden. *t* seinerseits hat sich entweder getheilt, oder es hat sich ein kleineres *t* und ein eben so großes *s* aus dem Mesoderm des Vorderkopfes differenzirt, denn es zeigen sich zwei deutliche, ovale Urwirbel vor *u*, von denen der

vordere, *s*, seinerseits wieder mit der unvollkommen gegliederten, aber auch hier wieder deutliche Urwirbelcharaktere verrathenden vorderen Mesodermpartie verbunden ist. Charakteristisch für dieses Stadium ist aber ganz besonders die vorderste Partie des Kopfmesoderms. Bekanntlich verbreitert sich bei so jungen Selachier-Embryonen der Vorderkopf sehr viel mehr, als der mittlere Theil des Embryos, und bildet die sog. Kopflappen, deren Hauptbestandtheil die Medullarplatte ist, welche bei dem vorliegenden Embryo noch keine Spur von jener seitlichen Umbiegung erkennen lässt, welche den Anfang zur Herstellung des Medullarrohres bildet. Unter dieser breiten Medullarplatte liegt die vorderste Partie des Kopfmesoderms, aus welcher später die sog. Mandibularkopfhöhle sich bildet. In dem vorliegenden Stadium ist dieser Theil des Kopfmesoderms noch gerade ausgestreckt und zeigt keinerlei Beugung oder Knickung. Während dieselbe Partie bei dem vorigen Embryo mit fünf Urwirbeln aber eine einfache ungegliederte Platte war, die nur eine undeutliche Scheidung in dorsale und ventrale Zellschicht erkennen ließ, ist hier bereits eine innere Höhle aufgetreten, die sich von den eigentlichen Urwirbelhöhlen nur dadurch unterscheidet, dass sie sehr viel länger ist, an ihrer dorsalen Begrenzung aber die Spuren einer Gliederung in mehrere, kleinere, bogenförmige Abschnitte erkennen lässt. Jeder dieser bogenförmigen Abschnitte zeigt etwa die Länge eines der kleineren Occipitalurwirbel; die Gesammtlänge der Höhle dieses vordersten Mesodermabschnittes weist vier solcher Bogen auf; vergleicht man denselben mit *u* und *v*, so zeigt sich ihre Gesammtlänge derjenigen beider genannten Occipitalurwirbel zusammengenommen gleich. Zwischen dieser vordersten Höhle und den Occipitalurwirbeln *t* und *s* befindet sich die undeutlich geschiedene Masse des Mesoderms, welche in diesem Stadium weder bestimmte Beziehungen zu den aus ihr hervorgehenden späteren Gebilden zeigt, noch auch erkennen lässt, welche ihrer Abschnitte sich regressiv umgestalten.

Es mag noch hervorgehoben werden, dass man auf den der Mittellinie resp. der bereits durch die ganze Länge des Embryos deutlich erkennbaren Chorda nahe gelegenen Schnitten vor dem eben erwähnten, in vier bogenförmige Theile gegliederten Abschnitte des Mesoderms noch weitere Mesodermzellen findet, welche aber mit dem Entoderm und der Chorda noch in inniger Verbindung stehen. Wer diese Verhältnisse kennt, weiß, dass diese Zellen den Anfang der späteren Prämandibularhöhlen bilden, die aber erst in viel späterer Zeit zu specifisch gestalteten Gebilden sich differenziren.

Caudalwärts sind auf diesem Stadium schon zwei weitere Somite gebildet, *x* und 1, und man erkennt noch zwei weitere, die aber noch nicht aus der Gesammtmesodermmasse sich losgelöst haben.

Ein Embryo mit elf Urwirbeln (XXVIII 630) (von *t* an caudalwärts gerechnet) ist im Allgemeinen noch mit dem vorhergehenden übereinstimmend — nur erkennt man, dass die Medullarplatte an dem ganzen von *t* nach hinten gehenden Körperabschnitt sich seitlich aufrichtet und zum Zusammenschluss als Rohr anschickt. Kopfwärts dagegen bleiben die breiten Kopflappen unverändert flach liegen, die Höhle der vordersten Mesodermpartien zeigt sich aber etwas erweitert.

Der nächst ältere Embryo (XXVIII 623) (Taf. 1 Fig. 11), den ich besitze, ist beträchtlich weiter entwickelt, als der vorige, so dass ich leider wesentliche Zwischenstadien nicht beschreiben kann. Das ganze Medullarrohr ist bereits fertig geschlossen, der vordere Neuroporus ist zwar noch deutlich durch seine trichterförmige Vertiefung zu unterscheiden, aber der Proeess der Hirnbeuge ist schon im Gange, und zwei Kiemensäcke sind, freilich noch mit breiter Basis, im Begriff sich zu differenziren. Vom Urwirbel *t* an caudalwärts zähle ich 16 Somite. Von diesen sind die mit *t* und *u* bezeichneten die größten; ob ich das Recht habe, sie als *t* und *u* zu bezeichnen, lasse ich dahingestellt, da es auch möglich ist, dass *s* und *t* die rechten Bezeichnungen sind; es ist aber bei so jungen Stadien oft ganz unmöglich, mit Sicherheit die einzelnen Somite zu benennen. Vor *t* bemerkt man noch weitere urwirbelartige, lang ausgezogene Mesodermabschnitte, die eine schmale Höhle zeigen, welche sich beinahe ununterbrochen bis an die vorderste Partie des Kopfmesoderms fortsetzt, deren Wandungen, in der bekannten, unregelmäßigen Weise eingebuchtet, doch immer in Zusammenhang verbleiben. Die vorderste Partie zeigt eine wesentlich erweiterte Höhlung, welche sich ventralwärts zuspitzt und zu der einheitlichen Blase umgestaltet, als welche die Mandibularhöhle bei allen Squaliden und im Gegensatz zu dem gleichnamigen Gebilde bei *Torpedo* erscheint. Die späteren Umgestaltungen des Vorderkopfmesoderms sollen an anderer Stelle erörtert werden und gehen uns hier nichts an — lassen wir sie also zunächst auf sich beruhen.

Sehr wesentlich ist dagegen die Gestaltung, welche die Occipitalsomite erfuhren; *u* und *t* sind so lang, dass jedes länger erscheint, als zwei der vorderen Rumpfsomite dieses Stadiums zu-

sammengenommen. Bei beiden, eben so wie bei *v* und *w*, hat bereits die Umwandlung der medialen Wandung zu Muskelfasern begonnen; ihre Höhlen sind geräumig und in der Mitte schmaler als vorn und hinten. Über die topographischen Beziehungen von *t* und *u* lässt sich noch wenig Bestimmtes sagen, denn noch ist keine Spur der Ganglienleiste am Embryo zu erkennen, viel weniger also die Vagusplatte, welche erst sehr spät auftritt. Nur so viel kann ich aus den Sagittalschnitten entnehmen, dass *t* mit seinem Vorderrand an den Hinterrand der in Bildung begriffenen Hyoidkiementasche angrenzt. Vor *t*, also über der Hyoidtasche, liegen urwirbelartige Gebilde, welche auf Taf. 1 Fig. 10 wiedergegeben sind und bei diesem Embryo sich leicht als drei verschmolzene Urwirbel deuten lassen. Daraus aber entnehmen zu wollen, dass es sich wirklich nur um drei Urwirbel und nicht um mehr oder weniger handle, wäre übereilt, da die Unregelmäßigkeit dieser Gliederung schon durch die andere Seite desselben Embryos erwiesen wird, wo nur zwei solcher Abschnitte mit einander deutlicher verbunden sind, andere Embryonen desselben Alters aber wieder andere Verhältnisse aufweisen. Wollte man aber den Versuch machen, die Strecke zwischen *t* und der hinteren Grenze der Mandibularhöhle, welche jetzt schon scharf bestimmt ist, auszumessen und abzuschätzen, wie viele Urwirbel von der normalen Länge der Rumpfsomite sich daraus bilden ließen, so würde es etwa 6—7 Urwirbel geben, während *t* und *u* der Länge und dem Volum nach etwa 4—5 repräsentiren könnten. Derlei Schätzungen sind aber naturgemäß ungenau und werden immer zweifelhaft bleiben, wenn es auch mehr als wahrscheinlich ist, wie wir weiter unten erkennen werden, dass wir es bei *Mustelus* wie bei allen Selachiern mit einer Vielheit von Occipital- und Vorderkopfsomiten zu thun haben, und dass die bisherigen geringen Zahlen auf abgeleitete, nicht ursprüngliche Zustände basirt sind.

Bei einem weiter entwickelten Embryo (XXVIII 628), dessen Urwirbel ich zwar nicht genau zählen kann, da das Hinterende fehlt, die ich aber auf einige zwanzig schätze, finden sich drei Kiemensäcke angelegt. Das Lumen der Mandibularhöhle setzt sich in die Mesodermabschnitte fort, welche sich nach hinten bis über den Hinterrand der Hyoidtasche erstrecken; mithin sind diese Abschnitte des Vorderkopfmesoderms alle mit einander so verschmolzen, dass an diesem Embryo eine bestimmte Gliederung überhaupt nicht mehr festzustellen ist — was ich hier nur oberflächlich berühre, später

an anderer Stelle aber bestimmter ausführen werde. An die Hyoidtasche anstoßend macht sich ein größerer Abschnitt bemerkbar, der wiederum eine Andeutung von Verschmelzung aus drei gleich gearteten Abtheilungen zeigt und über der dritten Kiementasche liegt. Höchst wahrscheinlich ist dies das Somit *t*, das, seiner Lage zu den Kiemensäcken halber, in einem späteren Entwicklungsstadium wohl vorn von dem noch nicht vorhandenen Glossopharyngeus gekreuzt, hinten aber vom Vagus bedeckt worden wäre. Beide Nerven sind in dem vorliegenden Stadium aber noch nicht da. Das folgende Somit, wahrscheinlich also *u*, zeigt in seiner Höhle Andeutungen einer Composition aus zwei Abschnitten. Die Größenverhältnisse der Occipitalsomite *t*—*x* dieses Embryos lassen sich annähernd durch die folgenden Zahlen ausdrücken $3 : 2 : 1^1/_2 : 1^1/_4 : 1^1/_6 : 1$. Alle diese Somite, mit Ausnahme von *t*, zeigen schon Andeutungen von Muskelfasern in der medialen Lamelle.

Auf der anderen Seite desselben Embryos zeigt sich Somit *t* mit den ihm frontalwärts vorausgehenden Mesodermabschnitten eng verbunden, so dass von *t* an bis zur Mandibularhöhle keine Unterbrechung des Mesoderms stattfindet. Die Muskelfaserbildung ist aber gleichfalls nur bis *u* gediehen, bei *t* sind keine Fasern zu erkennen.

Auf dieses Stadium muss ich einen Embyro von 5 mm folgen lassen, der einen beträchtlichen Schritt weiter entwickelt ist (XXVIII 617) (Taf. 1 Fig. 11). Der 4. Kiemensack ist deutlich umgrenzt, Trigeminus und Vagusplatten sind angelegt. Das Somit *t* zeigt leichte Andeutungen seiner Zusammensetzung aus drei gleichen Theilen, von denen die beiden vorderen, vom Glossopharyngeus gekreuzt, bereits in Auflösung begriffen sind; nur der hintere zeigt noch eine deutliche Urwirbelhöhle. Das Somit *u* liegt über dem 4. Kiemensack und wird auf der Außenseite von der aus netzartig verbundenen Zellen der Neural- oder Ganglienleiste bestehenden Vagusplatte bedeckt, deren vordere Theile auch über den hinteren Abschnitt von *t* hinüber reichen. Die hinteren Theile des Vagus steigen dorsal über dem Somit *v*, aber ohne es seitlich zu bedecken, schräg nach vorn und außen herab. Die Größenverhältnisse der Occipitalsomite *t*—*x* bei diesem Embryo lassen sich annähernd ausdrücken durch die Zahlen: $3 : 2^1/_2 : 2 : 2^1/_3 : 2^1/_3 : 2^1/_4 : 1^1/_2$, also von denen des vorigen Embryos verschieden, was sich besonders bei *v* im Verhältnis zu *w*—*y* herausstellt. Auf der anderen Seite desselben Embryos sind die Größenunterschiede von *v* und seiner Umgebung

weniger beträchtlich. Muskelfasern sind bei *u* sehr deutlich entwickelt, bei *t* nicht wahrnehmbar.

Bei dem nun folgenden Embryo von 6,5 mm Länge, XXVIII 621, der bereits den 5. Kiemensack deutlich markirt zeigt, machen sich an den Occipitalsomiten zackige Contouren der dorsalen Partien bemerkbar, welche auf die beginnende Auflösung der lateralen Cutislamelle schließen lassen. An den Somiten *u* und *v* sieht man drei solcher zackigen Vorwölbungen der dorsalen Contouren, doch sind auch diese Bildungen nicht constant und zeigen auf beiden Seiten des Embryos Ungleichheiten. Eine der Zacken des Somits *u* zeigt Beziehungen zu der Vagusplatte — ein Verhältnis, welches bei der Darstellung der Vagusentwicklung näher besprochen werden soll. Die Vagusplatte greift mit ihrem Hinterrande jetzt schon über das Somit *r* hinüber, ist also wesentlich breiter geworden als im vorigen Stadium; auch ist ihr Hinterrand viel stärker gebogen, was wegen des Auftretens des fünften Kiemensackes und der dadurch caudalwärts fortschreitenden Vergrößerung des Mutterbodens der Vagusplatte verständlich wird. Medialwärts von der Vagusplatte sieht man zwar Muskelfasern von *v* und *u*, aber keine mehr von *t*, welches Somit also mehr und mehr seine ursprüngliche Gestalt und Beziehungen verloren hat und in die Bildung des Mesenchyms aufgegangen ist.

Interessante Aufschlüsse über die Somitbildung von *Mustelus laevis* geben weiterhin Horizontalschnitte. Mir stehen fünf ganz junge Embryonen von $1^1/_2$—4 mm Länge zu Gebote, welche in brauchbare Horizontalschnittserien zerlegt sind.

Der jüngste, XXVIII 634, von 1,5 mm Länge, zeigt acht Urwirbel, als deutlich unterschiedene Abschnitte des Mesoderms; vor dem vordersten derselben setzt sich das Mesoderm aber in die Region des Vorderkopfes fort, an dessen Medullarplatten noch keine Spur einer Umbiegung zum Rohre zu sehen ist — vielmehr liegen die Kopflappen in voller Breite noch in der Horizontalebene des Körpers. Die vorhandenen acht Urwirbel sind auf beiden Seiten von ziemlich gleicher Größe, und jeder vom andern durch einen leeren Raum geschieden; der vorderste ist etwas länger, als die folgenden. An ihm ist auch die Disposition der Zellkerne eine nicht ganz regelmäßige, und auf den dorsal gelegenen Schnitten sieht man, wie eine größere und eine kleinere Abtheilung an ihm zu unterscheiden sind. Die vordere, größere könnte der Lage der Zellkerne nach ein vollständiger Urwirbel sein: rings um einen Mittelpunkt liegen die

Zellen und zeigen ihre Kerne an der Peripherie, welche nahezu quadratisch geformt ist. Die hintere Hälfte, etwa nur halb so groß wie die vordere, zeigt zwar eine vollständige Hinterwand, eine mediale und eine laterale Wand, aber keine vordere: vorn stößt sie ohne eigene Wandung mit der davor liegenden größeren Hälfte zusammen. Ähnliche Befunde treffen wir auch bei anderen Selachiern; auf Taf. 10 Fig. 1—5 habe ich sie von *Scyllium canicula* abgebildet. So scheint also dieses Somit aus zwei Urwirbeln componirt, und bei der Verschmelzung oder unvollkommenen Sonderung die Vorderwand des hinteren unterdrückt zu sein. Ob derselbe als *t* oder *u* zu bezeichnen, bleibt freilich zweifelhaft, aber wenn ich dahin neige, ihn *u* zu benennen, so bewegt mich dazu der Umstand, dass vor ihm ein ähnlich gestalteter Abschnitt des Kopfmesoderms sich findet, welcher sich aber vorn nicht mehr von dem gesammten Vorderkopfmesoderm scheidet, gerade so wie es oben von den sagittal geschnittenen Embryonen 626 und 625 beschrieben ward; auch dort benannte ich dieses Endstück des ungetheilten Vorderkopfmesoderms *t*, weil es durch seine cellulare Composition durchaus urwirbelartig erscheint.

Hervorzuheben ist, dass an dem Vorderkopfmesoderm keine absonderlichen Anzeichen von Urwirbelbildung zu erkennen sind. *Mustelus* verhält sich in dieser Beziehung anders, als die beiden *Torpedo*, bei denen die mediale Wandung des Vorderkopfes durchweg deutliche Spuren von Urwirbelbildung zeigt. Nur ganz vorn, wo etwa später die Mandibularhöhle sich bildet, erkennt man auch bei *Mustelus* auf Horizontalschnitten den Versuch, um kleine Hohlräume herum urwirbelartige Constitution der Mesodermzellen zu bewirken, aber auch das ist viel weniger ausgeprägt als bei *Torpedo*.

Bei dem Embryo XXVIII 637 findet sich fast genau dieselbe Constitution des Mesoderms, wie bei dem vorhergehenden, auch die Scheidung des Urwirbels *u* in eine kleinere hintere und eine größere vordere Abtheilung ist vorhanden, wenigstens auf der einen Seite. Weniger klar ist das Vorderkopfmesoderm, an dem gar keine Abschnitte zu unterscheiden sind.

Embryo XXVIII 633, von 1,8 mm Länge, zeigt neun deutlich geschiedene Somite und sowohl am Hinterende eine größere Mesodermmasse, die eben im Begriff steht sich weiter zu gliedern, als auch im Vorderkopf mehrfache Versuche, die mediale Lamelle des Mesoderms in eine gewisse Zahl von urwirbelartigen Abschnitten zu sondern. Die hinteren Urwirbel sind alle gleich groß und liegen dicht und regelmäßig neben einander; die weiter vorn liegenden

sind unregelmäßig gestaltet, ungleich groß und durch beträchtlichere Zwischenräume von einander geschieden. Die beiden größten, welche ich als *r* und *u* bezeichnen möchte, sind gar nicht cubisch, sondern erscheinen je nach der Lage des Schnittes theils kuglig, theils verzerrt dreieckig oder oval, zeigen auch eine ovale oder bisquitförmig gestaltete Urwirbelhöhle. Vor ihnen findet sich *t* mit deutlicher, länglicher Urwirbelhöhle, die sich aber ohne Unterbrechung in den Längsspalt fortsetzt, welcher die Wandungen des gesammten Vorderkopfmesoderms durchzieht. *t* sowohl, wie die vor ihm liegenden Mesodermabschnitte zeigen in ihren Wandungen die Structur und Anordnung der Urwirbellamellen, freilich ohne die Querwände, welche die einzelnen Urwirbel vorn und hinten von einander trennen; irgend welche Andeutungen über die Zahl der hier etwa verschmolzenen Urwirbel sind nicht wahrzunehmen, denn Abschnitte, die auf einem Schnitte getrennt erscheinen, sind auf dem nächsten schon vereint; aus der Configuration besonders der medialen Wandung kann man aber ziemlich sicher auf die ehemalige Constitution aus individuell getrennten Urwirbeln schließen.

Um ein Beträchtliches weiter differenzirt ist der 3 mm lange Embryo XXVIII 627. Bei ihm ist zwar durch die Anlage des Spritzloch- und des Hyoidsackes, sowie durch die Verdickung der Ectodermpartie, aus welcher die Gehörblase hervorgehen soll, bereits eine topographische Orientirung geboten, welche die Bezeichnung der Somite etwas sicherer machen könnte, aber die noch völlig fehlende Ausbildung der Vagus-Glossopharygeus-Platte macht es doch wieder zweifelhaft, mit welchen Buchstaben die Occipitalsomite zu bezeichnen seien, wenn bei einigen von ihnen auch schon Muskelfasern in der ersten Anlage begriffen sind. Es ist für *Mustelus* besonders bezeichnend — weiter unten bei Darstellung der mir zahlreicher zur Verfügung stehenden Embryonen von *M. vulgaris* wird das hervortreten — dass die Umwandlung der medialen Lamelle der Somite in Muskelfasern zugleich ein bemerkenswerthes Vorschieben dieser Partien frontalwärts in den Bereich des vorhergehenden Somits mit sich führt. Es verlängern sich die Zellen der medialen Urwirbellamelle nach vorn und richten sich zugleich nach innen, als wollten sie eine vor ihnen liegende Insertion erreichen, ja, sie richten sich später nach unten und tragen dann wohl zur Bildung der epibranchialen Muskulatur bei, was ich indess nicht bestimmt feststellen konnte. Die ganze, neben der Chorda einherziehende Mesodermpartie zwischen dem Anfangspunkt der Ohrver-

dickung, die noch keine Spur einer Blaseneinstülpung erkennen lässt, und dem Endpunkt des Somits *t* bildet einen langen gemeinsamen Längsspalt zwischen zwei continuirlichen Lamellen, an deren dorsalstem Theil allein hier und da noch Reste der Composition aus ursprünglich ungleichartigen Abschnitten zu erkennen sind, die aber jetzt ungefähr eben so erscheinen, wie die Seitenplatten an den Somiten des Rumpfes, ehe aus ihnen irgend welche weitere Differenzirungen hervorgehen. Vor der Ohrverdickung machen sich aber Höhlungen innerhalb der Mesodermlamellen bemerklich, die zu den vorderen Kopfhöhlen sich gestalten, auf die ich hier aber nicht eingehe. Die Somite *u*, *v* und *w* sind die längsten, die der Embryo aufweist, um Weniges kürzer sind *x*, *y* und *z*, während die Rumpfsomite nur halb so groß sind, wie *u* oder *v*.

Wesentliche Fortschritte der Organisation weist Embryo XXVIII 629 von 4 mm Länge auf (Taf. 2 Fig. 1—9; Taf. 3 Fig. 1—3). Es ist die Neural- oder Ganglienleiste bis weit in den Rumpf hinein angelegt, die hintere Grenze der Vagusplatte durch das halb lateral, halb medial von ihr verlaufende Somit *u* abgegrenzt, und durch diese Grenze eben auch das betreffende Somit als *u* sichergestellt; die Ohrverdickung zeigt bereits eine, wenn auch noch weit offene, napfförmige Einstülpung, und am Rumpf ist ein vergleichsweise fester topographischer Punkt durch die Vorniere und die bereits über eine beträchtliche Zahl von Segmenten sich ausdehnende Länge des Urnierenganges gegeben. Spritzloch-, Hyoid- und zwei weitere Kiemensäcke sind deutlich angelegt, aber nur die Hyoidspalte ist offen, das Spritzloch eben erst im Begriff durchzubrechen, die beiden hinteren Säcke sind noch geschlossen.

Bei diesem so beschaffenen Embryo sind auf dem dorsalsten Schnitt zunächst nur die drei Occipitalsomite *v*, *w*, *x* getroffen, auf dem nächsten auch *y*, *z* und einige der vorderen Rumpfsomite, ferner die dorso-caudale Spitze von *u*. Die Länge von *v*, *w* und *x* ist die gleiche, und jedes von ihnen ist etwa um $^1/_4$ länger als *y*, *z* und das nächste Rumpfsomit um die Hälfte länger als die normalen, neben der Vorniere liegenden Rumpfsomite. Die Größenunterschiede der Occipitalsomite gleichen sich aber auf den nächsten weiter ventralwärts folgenden Schnitten noch etwas aus. Neben *v* und *w* liegen deutliche Spuren der abwärts wachsenden Ganglienleiste, neben *x* findet sich sogar eine in zwei Theile gespaltene Anlage eines Ganglions, alle übrigen Somite weisen, caudalwärts abnehmend, gleichfalls Ganglienanlagen auf. Die Lage des Somits *u* ist bis

auf die bereits erwähnte dorso-caudale Kuppe medial von der dem Ectoderm dicht angelagerten, aber noch ohne Placodenzustrom bestehenden schmalen Vagusplatte, und *t* ist bereits in solcher Umwandlung und Auflösung begriffen, dass es schwer ist, durch Beschreibung eine anschauliche Vorstellung von seinen Zuständen zu erwecken, was aber nicht hindert, im Verein mit Abbildungen dies doch zu versuchen.

Zunächst möchte ich noch erwähnen, dass sämmtliche Somite die Umwandlung ihrer medialen Lamellen in Muskelfasern begonnen haben, ja, einige, und gerade die vordersten Occipitalsomite, damit schon weit vorgedrungen sind, während *t* und *u* die einzigen sind, deren Cutislamelle den Beginn einer weiteren Entwicklung aufweist. Im Zusammenhang mit dieser Entwicklung der Myotome steht die Anlage ventraler Nerven, es lässt sich aber mit Sicherheit feststellen, dass dieselbe auf beiden Seiten des Körpers ungleich ist. Während auf der linken Seite nervöse Ausflüsse des Medullarrohres für *w*, *x*, *y* etc. zu erkennen sind, für *v* und *u* aber nicht, zeigt die rechte Seite einen deutlichen und breiten Ausfluss für *v* und einen feinen aber ganz unzweifelhaften Ausfluss für *u* (Taf. 2 Fig. 4 u. 5), der freilich nur aus einer ausgewachsenen Medullarzelle besteht, deren Kern noch halb im Medullarrohr stecken geblieben ist, deren geschlängeltes zugespitztes Plasma aber den Anfang des charakteristischen hellen Cylinders erkennen lässt und somit den ersten Anfang der Achsencylinderbildung andeutet; mit kegelförmig sich ausbreitender Platte verschmilzt er mit dem Plasma einer Muskelzelle des Somits *u*.

Neben diesen bemerkenswerthen Verhältnissen der Innervation ist aber ein anderes nicht minder bemerkenswerthes Verhalten einiger Somite selber zu erwähnen, speciell das der vordersten Occipitalsomite *v*, *u* und *t*.

Ich habe oben pag. 11 von dem Embryo 634 erwähnt, dass an den vordersten, größeren Somiten eine Theilung in zwei Abschnitte beobachtet würde, die sich durch eine die Urwirbelhöhle unterbrechende Querwand von Zellkernen zu erkennen gäbe: ein größerer vorderer und ein kleinerer hinterer Abschnitt ward dadurch geschaffen, ohne indess die Continuität der medialen und lateralen Wandungen des ganzen Somits zu stören.

Es scheint, dass bei dem Embryo 629 ähnliche Verhältnisse, aber in einem weiteren Stadium der Entwicklung vorliegen. Ich will diese Verhältnisse ausführlich schildern.

Auf den dorsalen Schnitten zeigt das links gelegene Somit *v*

(Taf. 2 Fig. 1) seine beiden Lamellen in gleichmäßiger, ununterbrochener Ausdehnung; die laterale (Cutis-) Lamelle besteht aus einigen zwanzig hinter einander gelegenen, cubischen Zellen, die mediale weist ungefähr 6—7 bereits zu Fasern ausgewachsene, hinter einander liegende Zellen mit schmalen, lang ausgezogenen Kernen auf. Am Hinterrande biegt die Cutislamelle in die Muskellamelle um, und man sieht an dem spitzwinkligen Umschlag sich 3—4 Zellen der Cutislamelle betheiligen. Sie bilden die Grenze zum folgenden Somit *w* und schließen sich an die Kerne der Muskellamelle dicht an.

Schon nach zwei weiteren Schnitten ändert sich dieser Zustand. Die Cutislamelle zeigt an der vorderen Hälfte eine Lücke (Taf. 2 Fig. 3), wodurch ein kleinerer vorderer Abschnitt von 4—5 Zellen von einem größeren, hinteren, der 15 Kerne zählt, abgetrennt wird. Auf die mediale Lamelle setzt sich diese Trennung nicht fort. Auf den nächsten Schnitt (Taf. 2 Fig. 4) hat sich diese Lücke nicht nur fortgesetzt, sondern die vordere kleinere Abtheilung zeigt eben so wie die größere und wie jedes vollständige Somit eine eigene Trennungszellschicht am Hinterrande, welche als spitzwinkliger Umschlag eine Querwand gegen den dahinter folgenden Theil des Somits *v* bildet und eben so wie dessen eigene Hinterwand sich eng an die Faserzellen der medialen Lamelle anschließt, welch letztere nun eben so, wie die übrigen medialen Lamellen auf den weiter ventralwärts liegenden Schnitten aus mehreren, 2—3 Zellen starken Faserschichten besteht, die neben einander liegen, und deren jede 3—5 Zellkerne aufweist. Von diesen Fasern stehen die medial gelegenen mit denen der größeren, hinteren Hälfte des Somits *v* in continuirlichem Zusammenhange, die neben der Cutislamelle liegenden inneren Fasern aber sind nicht im Zusammenhange mit denen der anderen Abtheilung, sondern zeigen eine selbständige, von der spitzwinklig umgebogenen Hinterwand des vorderen Abschnitts des Somits *v* ausgehende Entfaltung, die auch auf allen weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten beibehalten wird. Das links gelegene Somit *v* erweist sich somit als ein wahrscheinlich componirtes Somit, das ein kleines vorderes (v_1) und ein größeres hinteres (*v*) in sich fasst. Nur auf den höchsten dorsalen Theilen sind beide Somite zu einem Gesammtsomit verbunden, und ihre am meisten medial gelegenen Muskelfasern verschmelzen zu einem Myotom. Der Haupttheil der Muskelfasern aber bleibt bei beiden Abtheilungen getrennt, die Cutiselemente gleichfalls.

Vergleichen wir mit dem links gelegenen Somit *v* das rechts gelegene! Von vorn herein scheint es dorsal aus weniger Zellen zu bestehen, als das linke und dem zufolge etwas kürzer: ich zähle nur 17 in der Cutislamelle, 6—7 in der medialen. Diese kürzere Ausdehnung wird aber wett gemacht durch die fast zur Verschmelzung gediehene Annäherung an das frontalwärts vor ihm liegende Somit *u*, dessen Hinterwand die Vorderwand von *v*, ohne eine Lücke dazwischen bestehen zu lassen, berührt (Taf. 2 Fig. 2), während links *u* durch eine beträchtliche Lücke von *v* getrennt ist. In der That aber verschmilzt rechts *u* auf den folgenden Schnitten bis zu dem Grade mit *v*, dass man bei weniger aufmerksamer Beobachtung den Verschmelzungspunkt überhaupt übersehen würde (Taf. 2 Fig. 3—5). Auch die Muskellamelle beider Somite steht in untrennbarem Zusammenhange, und erst auf weiter ventralwärts liegenden Schnitten sieht man auch bei dem rechts gelegenen *v* eine Scheidung in eine kleinere vordere (v_1) und eine größere hintere (*v*) Abtheilung. Aber diese Scheidung findet eben nur innerhalb des eigentlichen Somits *v* statt, die vordere kleine Abtheilung bleibt dagegen continuirlich mit *u* verbunden, so dass auf ventral gelegenen Schnitten rechts *v* als ein verhältnismäßig kurzes, *u* dagegen als ein sehr langes Somit erscheint. Wir werden nachher sehen, dass auch das lange Somit *u* sich ventralwärts in drei Theile spaltet, und dass der hinterste dieser Theile eben die ursprünglich vordere Abtheilung von *v* ist, deren Muskelfasern sich dann auch wieder denen der hinteren Abtheilung von *v* anschließen, während *u* nur auf seiner dorsalen Hälfte einige wenige, von jenem oben erwähnten, einzelligen, ventralen Nervenrest innervirte Fasern aufweist.

Diese unregelmäßige Gestaltung des Somits *v* lässt sich schwerlich anders deuten, als dass es aus ursprünglich selbständigen Abschnitten componirt ist. Die Trennung der Cutislamelle, die Ausbildung einer eigenen Hinterwand des vorderen Abschnittes, die Verschmelzung dieses abgetrennten vorderen Abschnittes rechts mit *u*, die selbständige Bildung von Muskelfasern dieser kleineren vorderen Abschnitte bei gleichzeitiger Verschmelzung ihrer mehr medial gelegenen Fasern mit der hinteren größeren Abtheilung zu einem Myotom, das rechts einen eigenen ventralen Nerven erhält, der links fehlt, das Alles berechtigt zu dem Glauben, dass wir es mit Verschmelzung zu thun haben. Bedenkt man dann aber, dass schon vom ersten Auftreten bei dem Embryo 634 — und auch bei 637 — das Somit eine eigenthümliche durch Kerne gebildete Zwischenwand zeigt, die indess keinerlei

äußere Scheidung des als einheitlich angelegten Somites bewirkt, so erkennt man, dass schon von Anfang an in der Entwicklung eine solche Verschmelzung stattfindet, und dass man dann füglich nicht von Verschmelzung, sondern von unvollkommen durchgeführter Sonderung reden muss — einer Kategorie, welche offenbar eine große Rolle bei der gesammten Gestaltung des Kopfmesoderms der Selachier spielt, wie sich auch weiterhin ergeben wird.

Das Somit *u* zeigt sich auf beiden Seiten in deutlicher Rückbildung begriffen. Es hat nur auf seiner dorsalen Hälfte einige wenige Muskelfasern gebildet, die freilich mitten in der Entwicklung still zu stehen scheinen, da sie sich nicht mehr, wie die aller caudalwärts folgenden Somite, von der Verbindung mit der Cutislamelle loslösen und selbständig eine Insertion an ihrem vorderen Ende aufsuchen. Vielmehr gehen sie auf der linken Seite sogar noch eine oberflächliche Verbindung mit dem winzigen Faseransatz ein, der in dem caudalen Theil des fast völlig aufgelösten Somits *t* vorhanden ist. Auf der ventral gelegenen Hälfte zeigt aber Somit *u* auf beiden Seiten eine Trennung in zwei ziemlich gleich große Abtheilungen (Taf. 2 Fig. 8 u. 9), deren äußere (Cutis-) Lamelle nahezu halbkreisförmig nach außen gewölbt ist, so dass ein Hohlraum zwischen ihr und dem fast ganz aufgelösten Rest der medialen Lamelle entsteht; auf den noch weiter ventral gelegenen Schnitten löst sich das Somit überhaupt auf (Taf. 3 Fig. 1—3) und kann als specifische Bildung nicht mehr unterschieden werden. Diese ventrale Trennung in zwei gleich große Abtheilungen scheint auch für Somit *u* anzudeuten, dass es das Material mehrerer Somite in sich aufgenommen hat.

Von *t* ist nichts zu sagen, als dass es an seinem hinteren Ende die bereits erwähnten schwachen Andeutungen von Muskelfasern aufweist, im Übrigen aber früher als seine Nachfolger sich auflöst und theils zu Sehnen und Fasern, theils zur Cutisbildung das Zellmaterial abgiebt.

Ich gehe nun über zur Darstellung der Verhältnisse bei

B. *Mustelus vulgaris.*

Von *Mustelus vulgaris* besitze ich eine beträchtliche Anzahl von Embryonen, deren jüngster bei einer Gesammtlänge von 1,7 mm 12 Urwirbel aufweist (XXVII 129); die Zählung ist freilich, wie immer in diesen frühesten Stadien, unsicher, weil die Grenze der

Occipitalsomite gegen den Mesodermabschnitt des Vorderkopfes unbestimmt bleibt. Die Medullarplatte ist noch in ihrer ganzen Ausdehnung offen, vorn sehr verbreitert. Nach Analogie mit *Mustelus laevis* nehme ich auch bei *M. vulgaris* den vordersten, mit einiger Deutlichkeit abgegliederten Urwirbel als den Repräsentanten von *u* an. Vor *u* sieht man aber hier eine deutliche, wenn auch unvollständige Gliederung des Kopfmesoderms und könnte mit einiger Leichtigkeit weitere Abschnitte als unvollkommen getheilte Somite bezeichnen, besonders also auch einen dem Somit *t* entsprechenden größeren Abschnitt. Wie XXVIII 625 zeigt auch dieser Embryo bereits eine Andeutung von Gliederung des vordersten Theils des Kopfmesoderms: die Höhlung, aus welcher später die Mandibularhöhle entsteht, zeigt in ihrer dorsalen Wandung wiederum drei leicht geschwungene Bogen, deren jeder etwa die Länge eines Rumpfsomits besitzt und sich caudalwärts in ähnlich gewölbte Abschnitte des Mesoderms fortsetzt, welche dann mittels einer ohne deutliche Gliederung bestehenden Partie sich in die Occipitalurwirbel fortsetzt, an welchen dann die typische Configuration der Urwirbel deutlicher in die Erscheinung tritt. Die Chorda erstreckt sich gesondert durch die ganze Länge des Körpers.

Ein Embryo von 2,5 mm Länge (XXVII 130) zeigt bereits das Medullarrohr ganz geschlossen, zwei Kiemensäcke angelegt und ca. 20—22 Somite, von *t* an gerechnet. Es ist hier schon leichter, die einzelnen Somite in ihrer Lage zu unterscheiden. Dicht hinter dem 2. Kiemensack, also auf der Höhe des späteren Glossopharyngeus, sieht man die unregelmäßig gestaltete Partie, welche mit *t* zu bezeichnen ist; caudalwärts folgen zwei größere Somite, die deutlich von einander getrennt sind, aber von denen jedes den Eindruck macht, als sei es eben im Begriff, einen kleineren Mesodermabschnitt in sich aufzunehmen, d. h. mit ihm zusammenzuschmelzen. Es sind die beiden Somite *u* und *v*. Die Größenverhältnisse von *u—x* sind auf diesem Stadium $2 : 2 : 1^1/_2 : 1^1/_2 : 1^1/_4 : 1^1/_4$. *t* verschmilzt mit den vor ihm gelegenen Mesodermabschnitten hier zu einer untrennbaren Masse, welche auch ein gemeinsames Lumen, wenn auch ein sehr schmales, erkennen lässt, das sich bis zum Scheitel des Spritzlochsackes verfolgen lässt. Die Mandibularhöhle und die noch weiter vorn gelegenen Mesodermabschnitte gehen uns hier wiederum nichts an.

Ein um Geringes weiter entwickelter Embryo (XXVII 136) von 2,8 mm Länge mit ca. 30 Urwirbeln, dessen dritter Kiemensack in Andeutung vorhanden ist, und der auch mit deutlich angelegter

Ohrverdickung versehen ist, wird interessant durch die bei ihm wahrnehmbare Spaltung des Somits *u* in zwei getrennte Urwirbel, welche nur ventral, d. h. auf der Höhe der Seitenplattenansatzstücke, zusammenfließen. Dieser Embryo ist schräg gelagert, so dass seine Schnitte halb sagittal halb horizontal liegen. Das Somit *u* ist hier auf beiden Seiten des Embryos in zwei deutliche Urwirbel getrennt, deren jeder mit vollen Wandungen und separater Höhle versehen ist, und deren Länge und Umfang sich wie 2 : 3 verhält, d. h. der hintere etwas kleiner als der vordere (Taf. 3 Fig. 4 u. 5). Was also bei dem vorigen Embryo nur in leiser Andeutung vorhanden war, ist hier durchgeführt: das größte Occipitalsomit zeigt sich als aus zwei kleineren componirt, aber die bereits angelegten Muskelfasern des kleineren, hinteren Urwirbels gehen continuirlich in die des vorderen über. Bei weiterer Entwicklung dieses Embryos und Auflösung der lateralen und dorsalen Theile beider Urwirbel wäre nur die einheitliche Muskelfaserpartie übrig, und somit keine Spur der ursprünglichen Zweitheilung mehr nachweisbar geblieben. Dieser Embryo erinnert also durchaus an Embryo XXVIII 629 von *Mustelus laevis*.

Beträchtlich weiter ist der nächste Embryo (XXVII 106) entwickelt. Er hat eine Gesammtlänge von 5 mm, der 4. Kiemensack ist deutlich angelegt, die Trigeminus- und Vagusplatten sind bereits weit differenzirt. Somit *t* ist in Rückbildung begriffen, ihm zugehörige Muskelfasern habe ich nicht wahrgenommen. Somit *u* ist sehr groß, eben so *v* und *w*; *u*—*w* verhalten sich jedes zu den hinteren Rumpfurwirbeln wie 3 : 1, während *x*, *y*, *z* nur wie $2^1/_4$ zu ihnen stehen. Von *u* ist noch eine Spur von Muskelfasern zu erkennen, *v* und *w* sind viel reichlicher damit ausgestattet. Von einer directen Theilung oder Spaltung dieser großen Somite ist zwar nichts zu sehen, aber *u* sowohl wie *v* lassen unschwer eine von Anfang an bestanden habende, unvollkommene Theilung voraussetzen.

Nicht wesentlich verschieden hiervon ist ein anderer Embryo (XXVII 107), der eine Länge von 7 mm aufweist. Natürlich sind alle Theile weiter entwickelt, aber mit Bezug auf die Occipitalsomite sind noch keine durchgreifenden Veränderungen eingetreten.

Die vorstehend geschilderten Embryonen sind sämmtlich sagittal geschnitten. Ich will nun zur Schilderung horizontal geschnittener übergehen und dabei Ungleichheiten der Länge desselben Somits auf beiden Seiten, Verschiedenheiten ihrer Lagerungsverhältnisse zu den Elementen der Vagusplatte und ihre Beziehungen zu den ventralen und dorsalen Spinalnerven erörtern. Es kommt dabei

darauf an, zu zeigen, wie wenig constant diese Beziehungen sind, und dass sie schwerlich erlauben, darauf Folgerungen zu bauen, wie sie von Braus in seinen Untersuchungen über die Occipitalsomite von *Spinax niger* versucht worden sind.

Ich beginne die Darstellung mit einem Embryo (XXVII 92) von 7 mm Körperlänge, wie der vorige, bei welchem drei Kiemenspalten bereits durchgebrochen sind, die vierte aber noch geschlossen ist. Die Schnitte haben eine Dicke von 5 μ.

Der Schnitt, von dem ich hier zu sprechen beginnen will, zeigt auf der rechten Seite das Somit *t*, welches, durch seine dorsalsten Theile getroffen, drei ziemlich gleich lange, von einander gleich weit entfernte Abschnitte zeigt, als wären es drei von einander getrennte Somite. Außen von dem vordersten Abschnitt liegt der noch ziemlich unbedeutende Querschnitt des Glossopharyngeus. Auf dem nächsten Schnitt fließen die drei Abschnitte zusammen, der dritte Schnitt zeigt am hintersten derselben den Rest der Urwirbelhöhle. Vor dem Glossopharyngeus ist das Kopfmesoderm schon zu Mesenchym aufgelöst, an welches das Somit *t* vorn anstößt, und zu dem es sich selbst auf den weiteren ventralwärts gelegenen Schnitten umwandelt. Außen von der hintersten Abtheilung des Somits *t* sieht man vereinzelte Zellen zwischen Ectoderm und Somitwandung: wie der Verfolg der Schnitte ventralwärts lehrt, entstammen sie dem Ectoderm und sind nervöser (Placoden-) Natur. Auf dem vierten Schnitt wird hinter *t* die vorderste Partie von *u* als dünne Schicht getroffen, zugleich geht der Schnitt durch die ganze Vagusplatte, so weit dieselbe aus Elementen der Ganglienleiste herstammt. Sie fängt neben dem hinteren Theil von *t* und außen von ihm an, geht dann aber caudalwärts in leichtem Bogen näher an das Medullarrohr heran und zeigt da, wo sie schräg vom Ectoderm zum Medullarrohr hinüberzieht, den dorsalsten Theil des Somits *r*, das also lateralwärts von der Ganglienleiste liegt, während *u* medialwärts sich findet.

Nicht ganz gleiche Verhältnisse zeigt die linke Seite des Embryos: das Somit *t* ist nicht genau so gestaltet, wie auf der rechten Seite; aber die Unterschiede sind nicht bedeutend genug, um sie ausführlich zu beschreiben. Den Glossopharyngeus, der jetzt, je weiter ventralwärts die Schnitte gehen, ein um so größeres Volum erreicht, das hauptsächlich aus den Placodenelementen des Ectoderms und nur zum geringeren Theile aus der Ganglienleiste herstammt, lassen wir jetzt eben so wie das Somit *t* auf sich beruhen. Wichtiger dagegen wird der Vergleich der eigentlichen Vagusplatte und der

Somite *u*, *v* und *w* auf beiden Seiten. *u* ist rechts und links ziemlich gleich geartet. Mit seinem Vorderrande liegt es gleich hoch und zeigt auf seiner medialen Wandung die Umwandlung in Muskelfasern. Dabei ist zu bemerken, dass, während die Vorderwand, welche unmittelbar an die Hinterwand von *t* anstößt, und die Seitenwand, welche neben der Vagusplatte liegt, keine weitere Ausgestaltung vornehmen, die muskelbildenden Zellen der medialen Lamelle nach vorn auswachsen und zugleich nach innen biegen, so dass sie über den Hinterrand von *t* frontalwärts hinauswachsen. In dieser Eigenthümlichkeit offenbart also der vorliegende Embryo eine weniger rückgebildete Stufe, als der sonst ihm sehr ähnliche Embryo XXVIII 629 von *Mustelus laevis*.

Auf dem 12. Schnitt vom dorsalen Anfang des linken Somits *t* fängt auch rechts das Somit *v* an, in die Erscheinung zu treten, aber beträchtlich weiter frontalwärts, als auf der linken Seite. Und während rechts die hintersten Zellen der Vagusplatte mit dem Hinterrande des Somits *u* in derselben Querebene liegen, sieht man links die hintersten Vaguselemente beträchtlich weit caudalwärts neben der Außenseite des Somits *v* gelagert. Dennoch scheint die Vagusplatte beider Seiten auf derselben Querebene abzuschließen. Die Ungleichheit beruht eben auf der ungleichen Länge der Somite *u* und *v*. Das rechte Somit *u* ist beträchtlich länger, als das linke; umgekehrt ist das linke Somit *v* länger als das rechte. Hieraus folgt ziemlich bündig 1) dass das Mesodermmaterial, aus dem die Occipitalsomite *u* und *v* hergestellt worden sind, beiderseits ungleich eingetheilt worden ist, was wahrscheinlich, wie ich durch die Darstellung meiner Befunde zu beweisen suche, auf Rechnung der Verschmelzung kleinerer Somite zu ungleichen aber größeren Occipitalsomiten zu schieben ist (vgl. *Mustelus laevis* Embryo 629!), 2) dass die relative Lagerung der Somite *t*, *u*, *v* und *w* zur Vagusplatte resp. ihrem Vorder- und Hinterrande kein brauchbares Kriterium der Verschiebungen oder gar »Wanderungen« ist, welche nach den Anschauungen Gegenbaur's, Fürbringer's und Braus' hier gegenüber dem Vagus stattgefunden haben sollen. Darüber wird weiter unten noch ausführlicher gehandelt werden.

Man erkennt auf diesem Stadium und besonders an dem Somit *u* vortrefflich die Disgregation der Urwirbelelemente. Die lateralen, vorderen und hinteren Wandungszellen werden zu Cutis und Mesenchym, und die ganze laterale Wandung richtet sich nach außen gegen das Ectoderm oft genug in einem concaven Bogen, der

einen kleinen Raum zwischen Ectoderm und wuchernder Cutislamelle frei lässt, während die Muskelzellen der medialen Lamelle zwar anfänglich rein frontal-caudalwärts sich anlegen, aber allmählich, von dem Mutterboden des Urwirbels losgelöst, zu beträchtlichem Theil nach innen sich richten, gegen die Längsachse des Körpers einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildend. Der Haupttheil der Fasern des Myotoms tritt aber mit denen des caudal- resp. frontalwärts benachbarten in Zusammenhang, bleibt sogar der Längsachse des Körpers zunächst parallel gerichtet; nur der kleinere Theil spaltet sich von den übrigen ab und richtet sich nach innen. Diese Thatsache ist darum interessant, weil sie uns noch weitere Beweise für die wahrscheinlich stattgefundene Verschmelzung der größeren Occipitalmyotome an die Hand geben wird. (Auch hier verweise ich wieder auf die Darstellungen bei *Mustelus laevis* Nr. 62[9], oben pag. 13 ff.)

Ich habe nun noch einige Angaben beizubringen, welche die Nerven betreffen. Das Somit *t* hat keine Spur einer ventralen Wurzel, bildet freilich in diesem Stadium keine Muskelfasern. Somit *u* zeigt zwar, wie eben erwähnt, Muskelfasern, aber ich habe bei diesem Embryo keine einzige Faser einer ventralen Wurzel entdecken können. Dagegen zeigt sich, dass auf beiden Seiten eine ventrale Wurzel für *v* angelegt wird; ein Austritt von 2—3 Medullarzellen scheint aber das ganze Material zu sein, welches noch für dies Rudiment eines ventralen Nerven erübrigt wird. Aus der Ganglienleiste aber empfangen weder *t* noch *u* noch *v* irgend welche Spuren einer Ganglien- oder Wurzelanlage, wie wir sie später bei *Torpedo ocellata*-Embryonen kennen lernen werden. Wohl aber findet sich ein erwähnenswerthes Verhältnis am linken Somit *v*. Durch 11 Schnitte kann man nämlich eine kleine Zellsäule verfolgen, welche zwischen der lateralen (Cutis-) Lamelle des Somits und dem Ectoderm gelegen ist — freilich nur immer eine Zelle breit, nur einmal trifft der Schnitt zwei Zellen — und welche an ihrer tiefsten Stelle einen Plasmazusammenhang mit den hintersten Zellen der Vagusplatte aufweist. Das Vorkommen dieser Zellen scheint auf Zustände zu deuten, die mit der Placodenbildung des Vagus und Lateralis in Zusammenhang stehen, hier aber nicht weiter erörtert werden sollen. Erst das Somit *w* zeigt auf beiden Seiten die Reste von dorsalen Spinalganglien, oder wenigstens von Abkömmlingen der Neural- oder Ganglienleiste, welche freilich auf diesem Stadium nur in wenigen Zellen bestehen und ventralwärts nicht einmal bis zu der ent-

sprechenden ventralen Nervenanlage hinabreichen. Eine Abhängigkeit des Bestehens einer ventralen Wurzel von der Anlage eines gleichnamigen Ganglions ist also, im Gegensatz zu Erörterungen, die Braus (l. c. pag. 465) anstellt, nicht anzunehmen.

Ich wende mich nun zu einem anderen, 9 mm Länge messenden Embryo (XXVII 94) von *Mustelus vulgaris* und erwähne zunächst, um die Variabilität dieser Verhältnisse anzudeuten, dass bei diesem Embryo auf beiden Seiten bei *v* und *w* Rudimente medialwärts gelegener Ganglienleistenproducte erkennbar sind. Eben so sind deutliche, aus einer beträchtlichen Anzahl von Nervenzellen bestehende, ventrale Nervenanlagen auf beiden Seiten für *v* und *w* vorhanden. Dagegen habe ich bei *u* keine Spur weder dorsaler noch ventraler Nervenanlage gesehen, trotz sehr deutlicher und weit nach vorn reichender Muskelfaserbildung dieses Somits. Das Somit *t* steht mit *u* in so continuirlicher Verbindung, dass eine Grenze nicht zu erkennen ist. Aber dennoch kann man die Partie, welche medialwärts von dem vordersten Vagusast befindlich ist, als *t* zugehörig ansprechen und erkennt dann, dass ihr hinterster Abschnitt deutliche Muskelfasern bildet. (Bei einem anderen Embryo derselben Größe (XXVII 348) sind Somit *u* und *t* deutlich getrennt, und da zeigt *t* ganz klar auf beiden Seiten die Ausbildung von Muskelfasern im hinteren Abschnitt.) Die laterale Lamelle von *u* springt gegen die Vagusplatte mehrfach vor und durchbricht sie, um zur Cutisbildung zu gelangen. Im Übrigen gleichen sich die Längenverhältnisse der Somite *u*—*w* durchaus auf den beiden Seiten des Embryos, und ungleiche Theilungen wie bei dem Embryo 629 von *Mustelus laevis* finden sich hier nicht. An der Vagusplatte kann man in diesem Stadium sehr deutlich beobachten, wie die seitlichen — Lateralis- — Elemente sich den die Ganglienleiste bildenden Urelementen von außen anschmiegen, und wie der Mutterboden dieser Zellen bis an den Hinterrand des Somits *v* hinanreicht.

Der nächstgrößte Embryo (XXVII 98) von 10 mm Länge zeigt für *u* keine Spur spinaler Nervenelemente, weder dorsal noch ventral; *v* hat links eine schwache ventrale Wurzel, während dieselbe rechts fehlt. *w* hat beiderseits ventrale Wurzeln, aber nur auf der linken Seite einen Rest von Ganglienleistenzellen. Die ventralen Wurzeln von *x*, *y* und *z* sind sehr deutlich, die entsprechenden Ganglien *x* und *y* zeigen aber bereits Spuren von Histolyse, nur *z* schreitet zu weiterer histologischer Differenzirung fort. Der Übergang der Ganglienleiste zur Vagusplatte (wie ich sie weiter unten benenne, die

Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte) geschieht zwischen dem Vorderrande von *v* und dem Hinterrande von *u*, ventralwärts sieht man aber sehr deutlich die caudalwärts fortschreitende Zunahme der Vaguszellen und Fasern aus Placodenelementen, so dass der Hinterrand der gesammten Vagusplatte in diesem Stadium gleichfalls bis an und über den Hinterrand des Somits *v* hinausreicht. Das Myotom *t*, welches auf der Höhe der eigentlichen ersten Vaguswurzel liegt, zeigt wiederum einige Muskelfasern; dieselben setzen sich caudalwärts an die Fasern von *u* an, sind aber, wie ihre Anlagerung an die Cutislamelle von *t* deutlich erkennen lässt, nicht von *u* nach vorn gewachsene Fasern, sondern autochthon im Somit *t* entstanden. Ja, einige Fasern haben sich von dem Myotom getrennt, liegen näher der Mittellinie und reichen sogar über die Querebene des ersten Vagusastes frontalwärts hinaus in die Glossopharyngeus-Gegend hinein.

An einem zweiten Embryo derselben Größe (XXVII 102) finde ich dieselben Fasern wieder — es ergiebt sich also, dass die Faserbildung des Somits *t* etwas später auftritt, als die von *u*, *v*, *w* etc., was immerhin bei so rudimentären Bildungen nicht unmöglich erscheint; entstehen doch noch später die Muskelfasern des M. rectus externus, über dessen Natur als Product einer viel größeren Zahl von Vorderkopfsomiten, als bisher angenommen ward, kein Zweifel sein kann, wie ich ausführlich an anderer Stelle erweisen werde. Der Embryo 102 zeigt für *u* keinerlei spinale Nervenreste, für *v* jederseits deutliche ventrale Wurzeln, eben so für *w*; hingegen ist das Spinalganglion für *w* auf der linken Seite gänzlich unterdrückt, während rechts ein kleiner Rest besteht, der sich durch zwei Schnitte verfolgen lässt.

Antimerische Ungleichheit und Variabilität dieser Verhältnisse erweist fernerhin ein Embryo von 12 mm Länge (XXVII 350), der auf der linken Seite durch drei Horizontalschnitte sogar den Rest eines Spinalganglions für *v* erkennen lässt, welches sich an der Stelle findet, wo die Ganglienleiste über den dorsalen Somitrand zur Bildung der Vagusplatte schräg nach außen zieht (Commissur). Ventrale Wurzeln für *v* sind auf beiden Seiten vorhanden, *u* zeigt gleichfalls auf beiden Seiten eine beträchtliche Anzahl von Muskelfasern; auch die vorhin von *t* erwähnten Fasern finden sich bei diesem Embryo wieder, reichen sogar auf der linken Seite über den vordersten Vagusast frontalwärts hinaus.

Bei einem Embryo von 14 mm (XXVII 353) prägt sich die

Bildung der Muskelfasern des hinteren Abschnittes von *t* noch mehr aus, als bei dem vorigen. Ventrale Wurzeln aber finde ich für *v* nur auf der rechten Seite, für *w* dagegen auf beiden Seiten. Spinalganglienreste sind noch bei *x* und *y* zu erkennen, deutlicher, wenn auch nicht in vollkommener Ausbildung, bei *z*. Der Hinterrand der Vagusplatte hat sich bis hinter das Somit *w* ausgedehnt.

Bei zwei anderen Embryonen von je 16 und 17 mm Länge XXVII 356 u. 359) sind die ventralen Wurzeln von *v*, *w*, *x* etc. sehr deutlich auf beiden Seiten erhalten, eben so sieht man noch Muskelfasern von *t* auf beiden Seiten. Der Vagus hat sich schon mit seinem hintersten Ganglion bis an das Ende des Myotoms *z* caudalwärts hinaus entwickelt und giebt auf dieser Höhe den Nervus lateralis an das Ectoderm ab.

C. *Heptanchus cinereus.*

Die vergleichende Anatomie hat uns so sehr daran gewöhnt, die Lösung aller Zweifel in morphologischen Wirbelthierfragen von der Untersuchung der Notidaniden zu erwarten, dass es mir aufrichtig leid thut, die Erwartungen zu täuschen, die auf die Ontogenie von *Heptanchus* gerichtet worden sind. Wie in fast allen anderen Theilen des großen morphogenetischen Problems der Abstammung der Wirbelthiere ist auch mit Bezug auf die Occipitalregion *Heptanchus*, so weit ich bisher habe ermitteln können, fast ganz identisch mit anderen Haien, etwaige Abweichungen kommen eher auf Rechnung von Varianten als auf die Recapitulation primitiver Zustände — mit Ausnahme eines, allerdings sehr bemerkenswerthen Verhältnisses, das weiter unten beschrieben werden wird.

Leider haben die jüngsten Stadien, die ich untersuchen konnte, bereits eine Länge von 7—8 mm. In diesem Stadium (XXV 41 u. 64) sind vier Kiemenspalten durchgebrochen, drei weitere noch geschlossen, die letzte aber noch nicht als Sack angelegt. Die Occipitalsomite treten bis an die Querebene des Glossopharyngeus heran, das Somit *t* ist bereits an der Auflösung seiner Urwirbelstructur; bemerkenswerth ist nur, dass sein Höhendurchmesser beträchtlicher ist, als bei den meisten anderen Selachiern, die ich untersuchen konnte; entsprechend geräumiger ist auch die Urwirbelhöhle von *t* und erinnert durch diese Geräumigkeit an die Höhlungen der protischen Somite, die ja bei den meisten wenn nicht bei allen Selachiern sehr geräumig sind. *u*, *v*, *w* sind ziemlich gleich groß, *x*, *y*, *z*

um Geringes kleiner, auf eine Composition dieser Somite deutet vielleicht der dorsale Rand, welcher sehr deutlich in der Mitte eingekerbt ist (Taf. 4 Fig. 1 *c*).

Es ist eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit der Somite von *Heptanchus*, dass ihre dorsalste Partie frühzeitig zu einer großen, nach vorn übergreifenden Blase sich entwickelt (Taf. 4 Fig. 8, Fig. 5 *d. Bl.*). Auch bei anderen Selachierembryonen findet die Bildung eines ausgedehnteren Hohlraums an dieser Stelle statt — aber nirgends erreicht sie einen solchen Umfang, wie bei *Heptanchus*. Bei dem größten der in meinen Besitz gelangten Embryonen, von 23 mm Länge, bilden diese Hohlräume große Ballons, an denen die Somite mit ihren ganzen Myotomen eigentlich nur wie Anhänge erscheinen. Am größten wird die Blase des Somit *r*, welche meist nach vorn über die Vagusplatte hinausreicht (Taf. 4 Fig. 7 *d. Bl.*). Als ich beim ersten Durchmustern der Schnitte diese Blasen gewahrte, verwirrten sie mich derart, dass ich sie für eine zweite Ohrblase hielt, bis ich ihre wirkliche Bedeutung erkannte. Wie es zu dieser Blasenbildung kommt, welches ihre functionelle Bedeutung im Leben des Embryos ist, das bleibt freilich eben so dunkel, wie die Bildung der großen Höhlungen der prootischen Somite, die ja freilich alle durch Verschmelzung einer größeren Anzahl von Somiten zu Stande kommen und in so weit morphogenetisch auf anderer Basis stehen.

An den beiden Embryonen XXV 41 (Taf. 4 Fig. 1—3) und 64 ragt das Somit *u* mit seiner hintersten dorsalen Partie lateral von der Vagusplatte hervor, sinkt dann aber unter dieselbe und bleibt medialwärts von ihr gelagert. Seine mediale Lamelle ist zu Muskelfasern umgebildet, welche bis an die wenigen hinausreichen, welche auch von *t* an seinem hinteren Theile gebildet worden sind.

Das Somit *r* schließt sich mit einem Theile seiner Wandungen so eng an *u* an, dass man kaum eine Grenze gewahr wird. Dass es ganz damit verschmelzen kann, werden wir bei einem anderen Embryo erfahren (Taf. 3 Fig. 9).

Bei dem Embryo 41 habe ich ventrale Wurzeln auf beiden Seiten von *r* (Taf. 4 Fig. 1 u. 2 *r. sp. n.*) angetroffen, bei dem Embryo 64 fehlt dieselbe auf der linken Seite. Das Somit *w* zeigt dafür bei beiden Embryonen nicht nur die ventralen Nerven, sondern auch dorsale Reste, welche noch mit der Ganglienleiste zusammenhängen und bis an die Berührungsstelle der ventralen Nerven mit dem Myotom hinabreichen.

Das folgende Stadium, ein Embryo von 9 mm Länge (XXV 67), ist in Horizontalschnitte zerlegt worden. Der Übergang der Ganglienleiste in die Vagusplatte findet wiederum in der Weise statt, dass ein dorsales Stück des Somits *u* lateralwärts über die Ganglienleiste hervorragt, dann aber das Somit *u* unter das Verbindungsstück (Commissur) beider nervöser Gebilde tritt und medialwärts von der Vagusplatte seine Muskelfasern bildet, welche nach vorn über die erste Vaguswurzel hinausreichen und dort mit den wenigen Muskelfasern des caudalen Theils des Somits *t* verschmelzen, die ihrerseits beinahe bis an den Glossopharyngeus heranreichen und dort zwischen den Zellen der vorderen aufgefaserten Abschnitte des Somits *t* und anderer Mesodermzellen verlaufen, aus denen später wahrscheinlich die Fascien des M. subspinalis hervorgehen.

Beide Myotome *v* zeigen deutliche ventrale Nerven, eben so *w* und die folgenden; Spuren dorsaler Wurzeln sind aber weder bei *v* noch bei *w* mehr zu sehen, und bei *x* sind die Derivate der Ganglienleiste sehr reducirt. Die Entwicklung des Vagus ist aber bereits so weit gediehen, dass seine hintere Grenze mit dem Hinterrand des Somits *w* auf gleicher Querebene wahrzunehmen ist.

Ein Embryo von 10 mm Länge (XXV 72), in Horizontalschnitte zerlegt, zeigt auf der rechten Seite die Somite *v*, *u* und *t* zu einer Einheit verschmolzen: sowohl die laterale Cutislamelle, als die medialen Muskelfasern gehen in einander über, ohne dass eine Grenze zwischen den einzelnen Somiten oder irgend eine Zwischenwand zu erkennen wäre. Auf der linken Seite dagegen ist die normale Scheidung der drei Somite erhalten geblieben. Von spinalen Nerven fehlen die ventralen und dorsalen für *v*, beide sind dagegen für *w* vorhanden, wenn auch die dorsalen nur in ziemlich reducirtem Maße; zu bemerken wäre noch, dass auf der linken Seite der ventralwärts auswachsende Fortsatz der Ganglienleiste sich spaltet und zwei neben einander herabsteigende Ganglienanlagen producirt, welche aber beide sehr rudimentär erscheinen.

Bei einem Embryo von 11 mm Länge (XXV 121, Taf. 4 Fig. 4) trifft man aber auf ein bemerkenswerthes Verhalten. Am Ende der Vagusplatte, wo sie in die gewöhnliche Ganglienleiste übergeht, findet sich ein letzter Rest eines dorsalen Ganglions *v*, das aber in caudalwärts gerichteter Krümmung dem hinter ihm für das Somit *w* bestimmten Ganglion sich anschließt und mit ihm zusammenfließt. Auch ventrale Wurzeln für *v* und *w* sind deutlich erhalten.

Bei Embryonen von 12, 14, 16, 19 und 23 mm Länge lässt sich

an den Occipitalsomiten nichts erkennen, was irgend welche Veränderung der bereits geschilderten Verhältnisse involvirt.

Wohl aber habe ich Etwas hier mitzutheilen, das die Innervation von *t* bei dem 23 mm langen Embryo (XXV 1) betrifft. Abweichend von allen übrigen, und abweichend von allen Selachiern, die bisher beobachtet worden sind, empfängt das Myotom *t* dieses Embryos einen ventralen Spinalnerven, der ihn der Länge nach durchsetzt und bis in das Myotom *u* eindringt. Dieser mehrere Fasern starke Nerv kommt aber vom Vorderkopf her, läuft seitwärts unter der Chorda entlang und lässt sich mit größter Deutlichkeit bis an die Wurzeln des Abducens verfolgen, von denen er eben so entspringt, wie der eigentliche, frontalwärts gerichtete, zum M. rectus externus oculi gehende Nerv dieses Namens.

Dieser Ramus recurrens des Abducens findet sich in solcher Ausdehnung nur auf der linken Seite des Embryos XXV 1, auf der rechten ist er zwar der Anlage nach vorhanden, aber er reicht nur halb so weit zurück, wie jener.

So wenig wahrscheinlich es ist, dass eine solche Bildung rein zufällig sein sollte, so blieb es doch sehr wichtig, bei den übrigen Embryonen nachzuforschen, ob ein Ramus recurrens des Abducens sich auch bei ihnen fände — und in der That ist es mir gelungen, ihn bei dem 14 mm langen Embryo XXV 124 auf beiden Seiten, wenn auch in reducirtem Zustande wiederzufinden. Von der hintersten Abducenswurzel geht bei diesem Embryo auf jeder Seite ein kurzer, sich schlängelnder, nur eine Faser starker Nerv bis über die Querebene des Glossopharyngeus rückwärts, eben so findet sich bei einem Embryo von 20 mm Länge auf der linken Seite ein kurzer R. recurrens hinter der letzten Wurzel des Abducens. Diese Facta beweisen, dass das Vorkommen des Ramus recurrens kein zufälliges, irgend welche Missbildung oder Anomalie bedeutendes, sondern ein normales, wenn auch der Variabilität unterliegendes Ereignis ist, dessen Tragweite in morphologischer Hinsicht von selbst einleuchtet. Da ich aber an dieser Stelle nur die Occipitalregion des Selachierkopfes zu erörtern habe, so übergehe ich hier die Folgerungen, welche sich für die Natur des Abducens aus dem Vorkommen dieses R. recurrens ableiten lassen; habe ich doch über den Abducens und sein Endorgan, den M. rectus externus, so viel Neues und Wichtiges mitzutheilen, dass füglich darauf verzichtet werden

kann, hier davon in doch nur andeutender Weise und mit unzureichender Begründung zu sprechen[1].

D. *Torpedo ocellata.*

Die ersten Spuren einer Segmentation des Mesoderms zeigen sich bei Embryonen von etwas weniger als 1 mm Länge. Die Gruppirung der Zellen ist von vorn herein keine regelmäßige, es zeigen sich mitten in den Mesodermbanden kleine Risse und Spalten als Continuitätstrennungen, aber weder der Breite noch der Tiefe nach gehen sie regelmäßig vor sich. Eine Art von Attractionscentrum für die Gruppirung der Zellen des späteren Urwirbels ist nicht zu erkennen — und sähe man nicht, dass diese Spalten und Risse im Mesoderm schließlich zur Bildung jener annähernd würfelförmigen Somite führten, so würde man sie überhaupt nicht als im Zusammenhang damit stehend ansehen.

Die ersten Anzeichen einer gewissen Regelmäßigkeit in der Gruppirung dieser Spalten machen sich bemerklich an der medialen Seite der Mesodermbanden in der Nachbarschaft der Chorda. Es scheinen dort auch die Zellen des Mesoderms sich am meisten in eine Art von Reih und Glied zu gruppiren mit geradem Rande gegen die Chorda zu. Die Zellen stehen dort dichter, so dass dieser Innenrand auch schon durch dunklere Färbung hervortritt.

Auf der Mitte der Gesammtlänge treten in querer Richtung die ersten durchgehenden Trennungsfurchen auf, aber noch keineswegs glatt abgegrenzt, sondern vielfach zackig in einander greifend. Die beiden ersten, auf diese Weise begrenzten Somite scheinen auch hier Occipitalsomite zu sein — ob man ein Recht hat, sie nach der FÜRBRINGER-BRAUS'schen Nomenclatur mit *t* oder *u* oder einem diesen benachbarten Buchstaben zu belegen, bleibt um so mehr zweifelhaft, als wir bald erkennen werden, dass diese Nomenclatur bei *Torpedo* nur cum grano salis anwendbar ist, falls man homologe Theile von Squaliden wie *Mustelus*, *Heptanchus* etc. und von *Torpedo* mit demselben Buchstaben bezeichnen will. Erst wenn die Vagusplatte angelegt ist, werden wir die Somite *u* und *v* mit annähernder Sicherheit bezeichnen können, dann aber auch erfahren, dass sie mit den gleichnamigen Somiten von *Mustelus* und *Scyllium* sich nicht vollständig

[1] Auch bei *Acanthias* sind durch NEAL (7 pag. 232 Taf. 4 Fig. 20) Spuren eines rücklaufenden Astes des Abducens nachgewiesen worden.

decken. Es herrscht übrigens keine Gleichmäßigkeit in der Anlage dieser ersten Furche, weder in den beiden Antimeren desselben Embryos noch auch bei verschiedenen Embryonen. Die ersten, so abgesonderten Somite sind nicht von gleicher Größe oder wenigstens nicht immer; man geht desshalb schwerlich fehl, wenn man schon in der Anlage der ersten Somite Einflüsse von Verschmelzung annimmt, die sich in so starkem Maße bei allen Selachiern nachweisen lassen. Immerhin aber erkennt man in der Mehrheit der Fälle zwei Somite, welche die übrigen meist an Größe etwas Weniges übertreffen — und ich bin geneigt, diesen Somiten die Bezeichnung *a* und *c* beizulegen.

Vergleicht man diese beiden größeren Somite bei *Torpedo ocellata* mit den ersten größeren von *Mustelus*, so ergiebt sich, dass letztere beträchtlich, wohl um die Hälfte, länger sind, als erstere, wie denn überhaupt die Größenunterschiede der Somite bei Squaliden beträchtlicher sind, als bei *Torpedo*. Aber trotz dieser größeren Gleichmäßigkeit zeigt sich dennoch auch bei *Torpedo* schon in sehr frühen Stadien, dass die Occipitalurwirbel durch Verschmelzung mit kleineren ihre Dimensionen vergrößern. Diese Verschmelzung lässt sich natürlich auch hier nur dadurch erschließen, dass man dem Bereich eines mehr oder weniger isolirten Bezirkes von urwirbelartig angeordneten Mesodermzellen noch einige andere Zellen eingefügt erkennt, die gleichfalls die Spuren von Urwirbelanordnung aufweisen, dabei es aber weder zu der normalen Anzahl noch zu der vollständigen Gruppirung ihrer Zellen zu einem Urwirbel gebracht haben. Bald fehlt es ihnen an der gesammten caudalen Hälfte, bald sind sie ventral nicht mit der Abtrennung von ihrem größeren Nachbar zu Stande gekommen — mitunter sind sie auch zwischen zwei stärkeren Kameraden so eingekeilt, dass sie lateral hervorgedrängt werden und gar nicht zum Contact mit der Chorda gelangen. In dieser Weise ist denn auch der gesammte vordere Bezirk des Kopfmesoderms unvollständig entwickelt — aber Niemand wird zweifeln, dass sich überall, besonders aber auf der medialen Seite, die Tendenz zur Urwirbelbildung zeigt, auch oft genug bis zu unzweifelhaft ganz urwirbelartig ausgebildeten Abschnitten gelangt, die nur darin sich von den Rumpfurwirbeln unterscheiden, dass sie in unmittelbarem Contact mit frontal und caudal gelegenen ähnlichen oder mit weniger distinct urwirbelartig angeordnetem Mesoderm stehen. Mit einem Wort: man hat den Eindruck, als ob das Mesoderm des Vorderkopfes theils zu dicht gedrängt sei, um zu

freier Urwirbelbildung durchzudringen, theils mitten im Process dieser Bildung aufgehalten werde und auf halbem oder gar nur Viertelsweg eine andere Entwicklung einschlage, welche, von anderen Bedingungen beeinflusst, zu ganz anderen Bildungen gelange, als zu normalen Urwirbeln. Da es sich aber hier zunächst nur um die Occipitalregion handelt, so lasse ich die Erscheinungen der Entwicklung des Vorderkopfmesoderms auf sich beruhen und will nur noch einige besonders prägnante Variationen in den Verschmelzungsverhältnissen der Occipitalsomite hier näher beschreiben, um dadurch den Beweis zu erbringen, dass es sich dabei um Processe handelt, die viel unregelmäßiger verlaufen, als die bisherigen Angaben der Autoren vermuthen lassen.

Zunächst will ich eine interessante Missbildung beschreiben, die der Embryo XXXVIII 299 darbietet (Taf. 5 Fig. 2). Derselbe misst 1 mm Länge, ist in Horizontalschnitte von 5 μ zerlegt und zeigt Verdoppelung in der Längslinie. Es existiren zwei Chordae, rechts und links von jeder derselben Mesodermbildungen mit je sieben deutlich gesonderten Urwirbeln. Zwischen beiden Chordae findet sich aber eine unpaare Mesodermanlage mit acht gesonderten Urwirbeln, die aber anders gegliedert sind, als die normalen seitlichen. Die drei hintersten sind seitlich und central gleich groß, dann folgt rechts ein kleinerer und auf ihn zwei größere, links ein etwas größerer als rechts, dann ein beträchtlich größerer, und der siebente (vorderste) geht gleich in den Zusammenhang mit den Mesodermbildungen des Vorderkopfes über. Im Centrum folgt als vierter Urwirbel von hinten ein beträchtlich längerer, so dass sein Vorderrand fast auf gleicher Querebene mit dem fünften rechten sich befindet, dann folgt ein kleinerer fünfter, zwei fast verschmolzene gleich große als sechster und siebenter und ein weiterer vorderster achter, der auch ziemlich lang ist, aber gegen die weiteren vorderen Mesodermabschnitte abgegliedert ist.

Mag nun auch die Missbildung als solche einen Einfluss auf die Gestaltung der antimerischen Ungleichheit ausgeübt haben, so liegt doch eine deutliche Spur der Verschmelzung bei den centralen Urwirbeln 6 und 7 vor; und auf der rechten Seite ist die ungleiche Größe des fünften und vierten Somits bemerkenswerth.

Bei dem Embryo XXXVIII 294 sind neun deutlich geschiedene Urwirbel zu sehen, die beiden hintersten sind etwas kleiner als alle übrigen von fast ganz gleicher Größe auf beiden Seiten. Rechts sind Urwirbel 7 und 8 (von hinten gezählt) mit einander verbunden,

aber ein mittlerer Theil zwischen ihnen erscheint so, als wäre das Material, aus denen die zwei Urwirbel hervorgehen, hier für drei bestimmt gewesen. Die Mesodermpartien des Vorderkopfes zeigen eine sehr wahrnehmbare Gliederung in unvollständige Urwirbel auf der medialen Seite.

Noch stärker und im unmittelbaren Anschluss an die hinter und über dem späteren Hyoidsack liegende Partie des Mesoderms zeigt sich diese so zu sagen comprimirte und inhibirte Urwirbelbildung bei dem Embryo XXXVIII 293, und nur voreingenommene Beobachter würden sich hier dem Eindruck entziehen können, dass das ganze Mesoderm bis in die Kopflappen hinein einstens in gleichartige Somite getheilt gewesen sei, und dass nur Wachsthums- und Lageverschiebungen dazu geführt haben, die Deutlichkeit dieses Processes zu verwischen. Aber auch noch mitten in die Region der Occipitalurwirbel erstreckt sich die Wirksamkeit dieser gestaltverändernden Einflüsse, so dass man nach einem größeren, mit deutlicher Höhle versehenen Urwirbel einen Halbwirbel erblickt, der ihm caudalwärts angeschmiegt ist, aber der frontalen Hälfte entbehrt (vgl. bei *Mustelus* pag. 11 und pag. 21). Noch geringer ist der Rest dieses kleinen Somits auf der anderen Seite desselben Embryos — und es bleibt zu bedauern, dass es eben unmöglich ist, solche Miniatur- oder rudimentären Urwirbel in ihrer weiteren Entwicklung zu verfolgen und festzustellen, ob sie allmählich ganz aufgesogen werden oder vielleicht nachträglich noch eine erhöhte Entwicklung erreichen. Auch dieser Embryo zeigt im Ganzen beiderseits neun distincte Urwirbel — aber in der comprimirten Sphäre des Vorderkopfmesoderms lassen sich noch eine Anzahl weiterer Urwirbelanlagen unterscheiden, welche bis in die Region über und vor die spätere Spritzlochregion hineinreichen, also das Material der hinteren Theile des M. rectus externus enthalten, während die Elemente der Mandibular- und Prämandibularhöhle davor liegen resp. noch ungesondert im Entoderm stecken.

Ein älterer Embryo XXXVIII 315 mit ungefähr 11 Urwirbeln hinter dem größten Occipitalsomit beweist gegen die Möglichkeit, eine genaue Zählung dieser Somite durchzuführen, weil vor diesem größten Occipitalurwirbel in den sonst als eine indistincte Masse der Vorderkopfurwirbel betrachteten Mesodermpartien deutlich vier kleinere Urwirbel zu beobachten sind, welche so zweifellos distinct sind, dass man nicht weiß, ob man sie mitzählen soll oder nicht, zumal da vor ihnen wiederum unbestimmt gegliederte, unvollständige

Urwirbelabschnitte genug wahrzunehmen sind. Auf der linken Seite dieses Embryos zeigt der größte Occipitalurwirbel lateral- und ventralwärts eine Theilung in zwei gleich große Seitenplattenabschnitte — möglicher Weise eine Andeutung von Verschmelzung, welche in dem dorsalen Urwirbelabschnitt nicht mehr durchgeführt ist.

Embryo XXXVIII 299 von 1 mm Länge zeigt sehr deutlich die Ungleichheit der Urwirbelbildung auf den beiden Körperhälften (Taf. 5 Fig. 1). Ein Blick auf die Abbildung überhebt mich der Nothwendigkeit, es in Worten zu beschreiben.

Die bisher erwähnten Embryonen befinden sich alle noch vor dem Schlusse des Medullarrohres, besitzen noch die offene Medullarplatte. Ich will nun einige Embryonen beschreiben, bei denen die Medullarrohrbildung sich vollzogen hat, die also hinter den großen Occipitalsomiten bereits weitere zwölf und mehr Somite gebildet haben. Ein solcher Embryo XXXVIII 2 zeigt eben so wie der vorige zwischen den zwei großen Occipitalsomiten ein interpolirtes kleineres, das aber nur auf der ventralen Hälfte zu erkennen und in die Seitenplattenregion distinct zu verfolgen ist, während es dorsal verschwindet und sein Zellenmaterial in den Wandungen der benachbarten größeren aufgehen lässt. Auf beiden Seiten sind die Occipitalsomite, je dorsaler die Schnitte liegen (Horizontalschnitte), um so ungleicher in ihrer Ausdehnung, so dass zwar die Zahl auf beiden Seiten übereinstimmt, die gleichnamigen Somite aber in ungleichen Querebenen liegen.

Embryo XXXVIII 1, sagittal geschnitten, lässt die Anlage zweier Kiemensäcke erkennen; hinter dem zweiten, also dem Hyoidsack und späteren Bezirk des N. glossopharyngeus, finden sich dreizehn Urwirbel, von denen nur einer um $^1/_4$ größer ist, als die auf ihn folgenden sechs oder sieben anderen. Dieser größere liegt etwa auf der Höhe der späteren Vagusplatte. Auf der anderen Seite desselben Embryos fasst dieses selbige Somit noch die Wandungen seines Vorgängers in sich, so dass man über ihre Differenzirung oder Zusammengehörigkeit zweifelhaft sein könnte.

Embryo XXXVIII 5 u. 7 sind beide von gleicher Größe und Ausbildungshöhe, besitzen 2 mm Körperlänge und zwei deutlich angelegte Kiemensäcke. Weder die Vagusplatte, noch die Vorniere sind vorhanden, es fehlen also die Bildungen, welche eine Orts- und Größenbestimmung der Somite in so frühem Stadium erlauben. Um aber dennoch die Möglichkeit zu gewinnen, die

charakteristischen Unterschiede beider Embryonen anschaulich zu machen, bemerke ich, dass bei gleicher Distanz, von der Höhe des zweiten Kiemensackes ab gemessen, bei Embryo 5 sieben Somite gezählt werden, bei Embryo 7 aber zehn. Diese Zählung ist indess nur dann richtig, wenn man die dorsalen Hälften der Urwirbel zählt, die ventralen zeigen nur neun Somite bei Embryo 7. Ich habe diesen Embryo abgebildet (Taf. 5 Fig. 8—10), weil er den Process der Verschmelzung oder Verwachsung so überaus deutlich erkennen lässt. Man sieht, wie die beiden großen Occipitalsomite auf das allerklarste noch die ursprünglichen Somite, welche durchaus in Gestalt und Größe den normalen Somiten des Rumpfes gleichen, erkennen lassen, das vordere etwas weniger deutlich, das hintere aber so ausgeprägt, dass an dem Factum der Verschmelzung nicht gezweifelt werden kann. Und dennoch, fasst man die mediale Wandung dieser beiden großen Somite ins Auge, so erkennt man sofort, dass bei der Umwandlung ihrer Myotome in Muskelfasern wahrscheinlich die Spuren der Verschmelzung verwischt und squaliden-ähnliche, lange Myotome sich anlegen werden. Bei Embryo 5 ist dieser Verschmelzungsprocess schon durchgeführt — man sieht an der ungleichen Größe der Somite, dass von den vordersten dreien wohl kein einziges in seiner ursprünglichen einfachen Gestalt und Größe erhalten geblieben ist.

Dass die Schnittbilder verschmolzener Somite verschieden ausfallen, je nach der Lage der Schnittfläche, erweist sich übrigens auch an den jeweils am Rumpf vorkommenden, anormalen Verschmelzungen, wie sie auf Taf. 5 Fig. 3—5 abgebildet sind. Bei α handelt es sich um ein Somit, das zwei Seitenplattenabschnitte besitzt, während sich bei β eine mittlere Communication hergestellt hat. Vergleicht man diese Abbildungen mit den daneben stehenden Fig. 6 u. 7 und mit Fig. 8—10, so sieht man die Identität der Vorgänge und wird nicht zweifeln, dass die letzteren eben auch nur durch Verschmelzung resp. unvollkommene Theilung zu erklären sind.

Embryo XXXVIII 9 von gleicher Größe und Ausbildung wie 5 u. 7 zeigt keine Spur einer Verschmelzung von Somiten, und man zählt auf derselben Distanz, von der Kuppe des Hyoidsackes an gerechnet, neun Somite von fast ganz gleicher Länge.

Bei fünf in Sagittalschnitte zerlegten Embryonen von 3 mm Länge ist die Anlage des Vagus noch nicht erfolgt, eben so wenig ist eine scharfe Differenzirung der Vornierenanlage zu bemerken.

Man muss sich also auch bei ihnen mit anderen Mitteln behelfen, will man die Proportion und die Zahl der Occipitalsomite darstellen. Es würde aber zu weitläufig werden, jeden einzelnen dieser Embryonen in seinen Varianten ausführlich zu beschreiben; genüge es zu bemerken, dass Embryo 78 vier kleinere Urwirbel, von der Kuppe des Hyoidsackes an gerechnet, aufweist, worauf ein größerer, vier mittlere und dann die üblichen Rumpfurwirbel folgen. Wenn ich die Structur der Rumpfwirbel richtig deute, und das Somit *x* den Anfang der Vorniere macht, so ergäbe sich eine Bezeichnung dieser Occipitalurwirbel nach FÜRBRINGER durch die Buchstaben *r*—*x*! Zu bemerken bleibt aber, dass die bei diesem Embryo deutlich vorhandenen vorderen vier kleinen Urwirbel auf der anderen Seite bereits unklar geworden und Zeichen undeutlicher Verschmelzung oder sonstiger Auflösung zu unbestimmten mesenchymatösen Bildungen gewahren lassen.

Genau eben so verhält es sich mit Embryo 79, bei welchem die vier kleineren vorderen Urwirbel auf der einen Seite kenntlich, auf der anderen in ihren Grenzen durchaus verwischt und nur dorsal zählbar sind.

In noch höherem Maße ist bei Embryo 80 diese Verwischung der Urwirbelgrenzen auf der einen Seite der Fall und ergreift sogar die beiden größeren Occipitalsomite, welche wiederum Spuren von Verschmelzung besonders an ihrer ventralen Partie zeigen, wodurch bewirkt wird, dass an dem größten ein doppelter Antheil der Seitenplatten bemerklich wird, und die Urwirbelhöhle sich sehr in der Längsrichtung ausdehnt. Auf der anderen Seite sind die vorderen kleinen Urwirbel zu drei etwas größeren umgestaltet, also eine verschiedene Gliederung in beiden Antimeren.

Bei Embryo 81 sind die vorderen vier kleinen Urwirbel so verschmolzen, dass sie wie auf einem gemeinschaftlichen Stiele sitzend erscheinen, während die hinter ihnen folgenden, wie bei Embryo 9, alle fast ganz gleich groß sind, kaum größer als die Rumpfurwirbel.

Embryo 82 endlich zeigt ziemliche Gleichmäßigkeit der vorderen und mittleren Occipitalurwirbel, die weder ganz klein noch besonders groß sind. Betrachtet man Horizontalschnitte von 3 mm langen Embryonen, so erkennt man die antimerische Ungleichheit noch leichter und kann wiederum konstatiren, dass die vorderen metotischen Mesodermpartien nur auf der medialen Seite eine Gliederung in Urwirbel aufweisen, während lateral Verschmelzung resp. Verstreichung derselben besteht.

Bei Embryonen von 4 mm Länge lassen sich nun schon sicherere topographische Bestimmungen vornehmen, denn die Vagusplatte eben sowohl wie die Vorniere sind deutlich angelegt. Immerhin ist das Zählen der Somite zwischen der hinteren Grenze der Vagusplatte und dem Anfang der Vorniere nicht leicht — einmal, weil die betreffenden Somite nicht in ein und derselben Horizontalebene liegen, also durch Dutzende von Schnitten hindurch verfolgt werden müssen, dann aber auch wegen der Unbestimmtheit beider Punkte zufolge individueller Variation. Im Großen und Ganzen ergiebt sich aber, dass deutlich gebildete Myotome nur noch von der hinteren Hälfte der Vagusplatte an zu erkennen sind, während das Mesoderm neben der vorderen Hälfte frontalwärts bis an die Ohrblase resp. die Glossopharyngeusregion — und natürlich auch darüber hinaus in den Vorderkopf — bereits solche Umgestaltung und Auflösung erfahren hat, dass bestimmte Myotomabschnitte meist nicht mehr zu erkennen sind.

Bei Embryonen von 4 mm Länge ist die Ohrblase noch eine breite, offene, mit runder Vertiefung bestehende Einsenkung des Ectoderms, umgeben von Wucherungen der Ganglienleiste, die — wie ich ausdrücklich gegenüber den seiner Zeit besonders von Rabl aufrecht gehaltenen Behauptungen von einer Unterbrechung durch die Ohrblase hervorhebe (s. pag. 86 Anm.) — dorsal über der Ohrblase ein Continuum bildet und vor ihr Elemente des Facialis, hinter ihr des Glossopharyngeus liefert. Drei Kiemensäcke sind deutlich ausgebildet, der vierte als halbrunde Vorwölbung des Ectoderms angelegt, keiner aber ist durchgebrochen. Hinter dem zweiten Hyoidsack steigt die Zellmasse des Glossopharyngeus herab, hinter dem dritten die des Vagus, dessen Platte eben angefangen hat, sich mit den lateralen Ectoderm-(Placoden-)Elementen zu verbinden und dabei drei Somite seitlich zu bedecken, welche frontalwärts bis auf die Höhe des dritten Kiemensackes gehen. Vor ihnen, also zwischen Vorderrand des Vagus und Ohrblase, ist das in jüngeren Stadien noch deutliche Somitgliederung bewahrende Mesoderm in Auflösung begriffen und zeigt nur eine unbestimmte Masse von dicht gedrängten Zellen, so dass man kaum mehr sagen darf, der Glossopharyngeus liege über oder dicht vor bestimmt zu bezeichnenden Somiten.

Ich lese diese Darstellung von dem Embryo XXXVIII 74 ab, dem aber die übrigen von denselben Dimensionen gleichen. Hinter dem Somit, über welches der Hinterrand der Vagusplatte ventral-

wärts sich erstreckt, liegen noch weitere sechs Somite, dann aber folgt dasjenige Somit, mit welchem die Vornierenwucherung ihren Anfang zu nehmen scheint. Ich sage *scheint*, da eine positive Behauptung misslich ist; diese Wucherung weist eben keine derart bestimmte Grenze auf, die es unbedingt ausschlösse, dass auch das letzte der oben genannten sechs Somite einige Zellen für dieselbe lieferte. Mag man auch immerhin im Allgemeinen darin übereinstimmen, dass die Vornierenbildung gegenwärtig von einem bestimmten Somit ihren Anfang nimmt, so bleibt wohl unzweifelhaft, dass in früheren phyletischen Stadien auch die Occipitalsomite und wahrscheinlich auch die des Vorderkopfes an der Bildung primitivster Nierengestaltungen Antheil nahmen, und desshalb ist es oft nicht möglich zu sagen, ob das letzte oder vorletzte Occipitalsomit noch ontogenetisch an der frühen Bildung der Vornierenwucherung einen dauernden oder vorübergehenden Antheil nehmen.

Bei dem Embryo XXXIII 75 verhalten sich die Dinge im Allgemeinen genau so wie bei 74, nur wäre zu bemerken, dass das zweite Somit hinter der Vagusplatte wieder eine deutliche Spaltung in zwei Ursomite aufweist (Taf. 5 Fig. 6 u. 7), eine Spaltung, welche freilich nur auf der lateralen Hälfte bis auf die Höhe der Chorda hinabreicht; die mediale Wandung bleibt ungespalten und liefert desshalb ein größeres Myotom und einen einheitlichen Bezirk der Seitenplatten.

Bei Embryo 76 kann man wieder von der Kuppe des dritten Kiemensackes bis zu dem, freilich auch hier unbestimmten Anfang der Vornierenanlage neun Somite zählen, von denen aber die ersten drei sehr unbestimmt, mit einander partiell verwachsen, über dem ballonförmig vorgewölbten vierten Kiemensack liegen und wahrscheinlich nur *einem* größeren Myotom den Ursprung gegeben haben würden. Die nächsten drei Somite sind von beträchtlicherer Länge, und der Vagus geht mit seinem Hinterrande über das vorderste derselben hinweg. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos sieht man auf das deutlichste, wie das hinter dem Vagus liegende Somit ein kleineres, unter dem Vagusrande befindliches aufsaugt, d. h. so mit ihm verschmilzt, dass das Myotom beider in eins fließt.

Bei Embryonen von 5 mm Länge (XXXVIII 24) compliciren sich die bisher dargestellten Verhältnisse durch die Anlage des fünften Kiemensackes, die Ausdehnung der Vagusplatte nach hinten und die Anlage der Spinalganglien, während die eigentlichen Occipitalmyotome nichts wesentlich Neues aufweisen. Die Ausbildung von Muskelfasern

überschreitet frontalwärts nicht die Mitte des dritten Kiemensackes, davor finden sich nur die Auflösungsproducte der kleinen Somite, welche wir bei den 2—3 mm messenden Embryonen kennen lernten. Die hintersten Vagusfasern kreuzen nach wie vor dasselbe Somit, welches sie auch bei den jüngeren Stadien von 4 mm kreuzten, aber der Bogen, welchen diese Fasern dabei machen, wenn sie von der Ganglienleiste erst nach vorn und dann in kurzer Schwingung um das Somit herum nach den hinteren Theilen der Vagusplatte gehen, wird immer concaver — wie es natürlich ist, da der Kiemenkorb sich immer weiter caudalwärts entwickelt, die ursprüngliche Ausdehnung der Vagusplatte dorsal aber dieselbe bleibt.

Die eben beschriebenen Verhältnisse finden sich auch bei weiter entwickelten Embryonen vor, und man könnte versucht sein, sie als die normalen anzusehen, und daraufhin vergleichende Betrachtungen anstellen. Thut man das, so ergeben sich eben Schwierigkeiten, und man fragt sich, ob man ein Recht hat, die drei neben der Vagusplatte liegenden Myotome mit Buchstaben zu bezeichnen, wie sie, von Fürbringer und Braus eingeführt, oben bei *Mustelus* und *Heptanchus* Verwendung fanden. Wir nahmen mit jenen Forschern die Bezeichnungen *t*, *u* und *v* als diejenigen an, welche in frühen Stadien die Occipitalsomite am besten bezeichneten, und fanden, dass *t* frontalwärts mit dem Glossopharyngeus, *u* caudalwärts mit dem Hinterrand der letzten Vagusfasern abschloss. Welche Myotome von *Torpedo* würden nun mit diesen Buchstaben zu bezeichnen sein? Dürfen wir die drei medial von der Vagusplatte liegenden Myotome *u*, *t* und vielleicht *s* benennen? Schon durch die Einführung von *s* gehen wir weit aus dem Fürbringer-Braus'schen Schema und der damit bezeichneten Auffassung des Gesammtverhältnisses der einschlägigen morphologischen Beziehungen dieser Region hinaus — aber noch um Vieles auffallender wird diese Abweichung, wenn wir des Umstandes eingedenk bleiben, dass das vorderste der drei medialwärts vom Vagus liegenden Myotome bei *Torpedo* nicht einmal über die vordere Grenze des ersten Vagusastes frontalwärts hinausgreift — viel weniger auf der Höhe des Glossopharyngeus zu finden ist! Prüfen wir weitere Instanzen!

Auf Taf. 9 Fig. 3 ist Embryo XXXIII 24 abgebildet von 7 mm Länge. Die beiden Seiten der Vagusplatte sind dargestellt auf dem Horizontalschnitt, die rechte zeigt deutlich zwei Myotome, die linke aber auf derselben Strecke drei! Wie sollen wir nun diese Myotome benennen? Ich habe auf der linken Seite die Buchstaben

r—*x* eingezeichnet, auf der rechten sind es aber nur *s*—*x*. Dies beweist offenbar, wie wenig constant sich die Somite in der Occipitalgegend verhalten und wie sie nicht nur bei derselben Art sondern an demselben Individuum von Einflüssen abhängen, die wir nicht kennen.

Auf Taf. 9 Fig. 4—9 habe ich von demselben Embryo die auf einander folgenden Schnitte abgebildet von der höchsten Kuppe des Somits *v* bis zu dem Schnitte, welcher auf Fig. 3 dargestellt ist. Man sieht, dass das Somit *u* hinten die Vagusplatte umgreift und von *v* deutlich getrennt ist.

Der Embryo XXXVIII 101 dagegen, der eben so groß ist, zeigt den Vagus bis an das Somit *v* herangehend, ja man bleibt zweifelhaft, ob dies auf eine ungleiche Theilung der Somite oder eine nach hinten stärkere Zellzunahme der Vagusplatte zu schieben sei, von der wir noch später in der folgenden Studie sprechen werden.

Nach Braus'scher Auffassung sollen die Occipitalsomite so weit nach vorn »gewandert« sein, dass der Vagus, statt mit Somit *u* abzuschließen, allmählich über Somit *v*, *w*, ja, wenn ich Braus recht verstehe, bis über Somit *x* zu liegen kommt. Von diesen »Wanderungen« der Somite habe ich nichts entdecken können, wohl aber vergrößert sich, wie wir weiter unten erkennen werden, die Vagusanlage caudalwärts, und die Kiemenspalten, ja der ganze Kiemenkorb dehnt sich caudalwärts eben so weit aus, wie Braus die Occipitalsomite frontalwärts vorwandern lässt. Wie Braus zu so sonderbarer Vertauschung der activen und passiven Elemente dieser topographischen Veränderungen gekommen ist, werden wir gleichfalls weiter unten festzustellen versuchen. So gelangt also in diesem 6 mm messenden Embryo auch das Myotom *r* passiv in die mediale Nachbarschaft des Vagus; vor ihm sieht man aber noch weitere drei bis vier Myotome mit Muskelfasern. Ich sage drei bis vier, weil diese Bildungen etwas in einander übergehen. Ich will aber näher bezeichnen, wie diese Myotome zur Vagusplatte liegen: *u* und *t* nehmen die hintere Hälfte ein, und *v* schließt sich mit seinem vorderen Theil noch an, *s* und *r* aber reichen bis an den Vorderrand des eigentlichen Vagus. Somit bleibt bis zum Vorderrande des Glossopharyngeus noch ein Raum übrig, auf welchem weitere zwei Myotome von derselben Länge, wie die eben beschriebenen, Platz haben würden — dieser Raum ist ausgefüllt von Mesenchym, welches aber neben dem Glossopharyngeus eine deutliche Faserung erkennen lässt, nur scheint es sich hier nicht um Muskel- sondern um Sehnen- oder Fascien-

bildung zu handeln, während die mehr nach außen gelegenen Zellen für die Cutisbildung bestimmt sind. Da es aber nicht zweifelhaft sein kann, dass diese Fasern den in jüngeren Stadien beschriebenen kleinen Somiten entstammen, so würden wir hier nach Fürbringer-scher Terminologie die Somite *q* und *p* vor uns haben — und wenn wir uns der Gliederung des Mesoderms hinter der Ohrblase in jüngeren Stadien erinnern, wie sie auf pag. 32 ff. beschrieben ward, so stimmt die Buchstabenbezeichnung *p*—*s* mit der dortigen Angabe von elf Somiten überein. Wie das mit den bei *Mustelus*, *Heptanchus*, *Spinax* etc. gefundenen Verhältnissen in Übereinstimmung zu bringen sei, werden wir weiter unten erörtern.

Es muss nun ein begreifliches Interesse haben, bei diesem gegen *Mustelus* und *Heptanchus* wesentlich veränderten Gliederungsverhältnis des Mesoderms von *Torpedo ocellata* zu untersuchen, ob die Gliederung der Spinalnerven sich gleichfalls verändert zeigt. Bisher ist diesen Verhältnissen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden, so dass Braus in seiner Arbeit über *Spinax niger* darauf hinweisen konnte, bei *Torpedo* seien ventrale Spinalnerven nicht nachgewiesen — um daran die etwas übereilte Folgerung zu knüpfen, auch dieser Mangel zeuge für die abgeleitetere, weniger primitive Natur der Batoiden. In der That verhält es sich aber ganz anders.

Eine beträchtliche Anzahl von Embryonen zeigen regelmäßige Anlagen ventraler Wurzeln für sämmtliche Occipitalmyotome von *u*—*x*, eine geringere Zahl lässt ventrale Wurzeln sogar für *t* erkennen, so z. B. XXXVIII 96 auf der rechten Seite, ferner 122 gleichfalls auf der rechten Seite, während auf der linken keine Spur dieser vordersten Wurzel zu sehen ist. Bei Embryo 124 ist rechts eine einzige Faser für *t* zu erkennen, links nichts. Embryo 109 zeigt den ventralen Nerven für *u* auf der linken Seite gleichfalls nur aus einer Faser bestehend, trotzdem dieser Embryo 12 mm Länge besitzt, und sehr viel kleinere, z. B. Embryo 122 von 7 mm Länge stärkere Wurzeln aufweisen. Es macht sich also eine starke Variabilität geltend, was ja auch erwartet werden durfte.

Überraschend aber und von weittragender Bedeutung ist das Vorhandensein dorsaler Ganglienreste gegenüber den Somiten *u* und *t* — ja sogar in einigen Fällen gegenüber Somit *s*; Ganglienreste, welche bisher bei keinem Selachier gefunden worden sind. Embryo 96 zeigt rechts in der Nachbarschaft der ventralen Wurzeln von *u* und *t* mehrere Zellen, welche nur als Producte der Ganglienleiste betrachtet werden können, da sie zu diesen ventralen

Wurzelresten sich eben so verhalten, wie die rudimentären Ganglienklümpchen, welche der Innenseite der Myotome *v*, *w*, *x* anliegen und dort ähnliche Beziehungen zu den ventralen Wurzeln unterhalten. Es kommt bei diesem Embryo auf der rechten Seite sogar zu Faserverbindungen zwischen den Ganglienresten von *u* und *t*, und auf der linken sieht man von der ventralen Wurzel für *u* eine Faser frontalwärts gegen *t* abgehen, welche wohl ebenfalls sensiblen Ursprungs ist. Embryo 103 zeigt das zu *u* gehörige Spinalganglion von der Ganglienleiste abgelöst neben den sich zu Muskelfasern gestaltenden, medialen Zellen. Dies Ganglion liegt genau ventral von der Stelle, wo die Ganglienleiste das Somit *u* kreuzt, also ventral von dem als Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte von mir bezeichneten Stück. Desshalb kann freilich auch ein Zweifel bestehen, ob dies Ganglion nicht vielleicht als zu *v* gehörig gerechnet werden könnte, um es dadurch als auf die eigentlichen Vagusganglien folgend betrachten zu können, zumal da bei diesem Embryo die Somite *u* und *v* nicht scharf von einander getrennt sind. Aber damit wäre nicht viel gewonnen, weil ein ähnliches Klümpchen von offenbaren Abkömmlingen der Ganglienleiste sich noch vor dem so eben beschriebenen findet, medial vom Somit *t*, und sogar auf der Grenze zwischen *t* und *s* (Taf. 13 Fig. 4 *Vg.Ggl.*).

Dass dies aber kein isolirtes, als Anomalie zu deutendes Vorkommen sei, beweist Embryo 109, bei welchem neben dem dünnen ventralen Nerven für *u* sich gleichfalls ein kleines Zellklümpchen findet, das nur als Product der Ganglienleiste angesehen werden kann. Embryo 120 zeigt rechts je ein Ganglienklümpchen für *v* und *u*; links fehlen beide und eben so das Ganglion für *w*. Embryo 122 zeigt links ein breites Ganglienklümpchen für *u*, welches mit den beiden ventralen Wurzeln für *u* und *v* in Zusammenhang getreten ist; *v* hat ein kleines Ganglion, das der sog. Commissur, also dem schrägen Stück der Ganglienleiste zur Vagusplatte, ansitzt; *w* und *x* haben nur Andeutungen solcher Reste, die noch dazu verbunden sind; bei *y* zeigt sich das Ganglion in zwei Theile gespalten, deren einer vor, der andere hinter der gleichnamigen ventralen Wurzel gelegen ist. Auf der rechten Seite desselben Embryos (Taf. 9 Fig. 1) findet sich bei *w* und *x* keine Spur von Ganglienresten, während für *v* nicht nur oben an der Commissur ein Rest erhalten ist, sondern auch ventralwärts und in Verbindung mit dem ventralen Nerven ein Ganglienklümpchen dem Myotom *v* ansitzt; offenbar ist die Mitte dieses Gesammtganglions geschwunden und

nur Anfang und Ende erhalten. Aber wichtiger noch ist ein beträchtliches Klümpchen neben den Muskelfasern des Myotoms *u* und ein kleineres neben Myotom *t*, welches dem dünnen ventralen Nerven für *t* an der Stelle seiner Anlagerung an das Myotom sich ansetzt. Embryo 124 zeigt links Ganglienreste für *u* und *v*, welche von der Commissur abgehen und ventralwärts mit den motorischen gleichnamigen Wurzeln in Verbindung treten. Embryo 126 hat links ein Ganglion für *u*, rechts ein größeres, das den beiden Myotomen *t* und *u* zugehört. Die ventralen Wurzeln für *w*, *x* und *y* sind auf der rechten Seite durch allerhand Ausläufer mit einander verbunden. Embryo 137 (Taf. 9 Fig. 2) zeigt beiderseits neben *u* und *t* beträchtliche Reste von Spinalganglien.

Ich könnte dies Verzeichnis noch wesentlich vergrößern, halte aber die gegebenen Fälle für ausreichend, um das Factum zu erhärten, dass die Somite *t*—*z* sämmtlich mit dorsalen und ventralen Spinalganglien und Nerven ausgestattet sind, die aber, in Rückbildung begriffen, bereits in frühen Stadien die Symptome dieser Rückbildung in verschiedenem Grade erkennen lassen. Alle diese Embryonen sind 6—7 mm lang.

Es muss nun aber betont werden, dass die vordersten der hier beschriebenen Spinalnerven, also die für das Somit *t* bestimmten, noch hinter der Mitte der eigentlichen Vagusplatte liegen, während bei *Mustelus*, und auch nach Braus bei *Spinax*, das Somit *t* vorn vom Glossopharyngeus, hinten vom Anfang der eigentlichen Vagusplatte bedeckt wird. Wenn also für *t* und *u* weder bei *Mustelus* noch bei *Spinax* ventrale oder dorsale Spinalnervenreste vorhanden sind, so muss das eben auf die Ungleichheit und mangelnde Homodynamie dieser Theile bei den Squaliden und *Torpedo* geschoben werden. Die Verschmelzung der Somite bei den Squaliden hat offenbar auch eine Vereinigung der entsprechenden Spinalnerven zur Folge gehabt.

Um so interessanter ist es aber nun, dass auch an den vor *t* gelegenen Theilen der Ganglienleiste, welche der vorderen Hälfte der Vagusplatte zugehören, ja sogar an dem Stück derselben, das bis zur Glossopharyngeuswurzel nach vorn sich erstreckt, Reste von Zellwucherungen und sogar ausgebildete Nerven sich vorfinden, für welche bisher, mit vielleicht einer einzigen Ausnahme, kein Homologon bei Squaliden aufgefunden worden ist. Darüber aber will ich weiter unten, bei Darstellung der eigentlichen Vagusentwicklung, ausführlicher sprechen.

E. *Torpedo marmorata.*

Von allen Selachiern, die ich untersucht habe, gewährt den klarsten Einblick in die Metamerisation des Mesoderms *T. marmorata*. Leider ist das Vorkommen dieser Art ein launenhaftes, durch solche Einflüsse bedingtes, dass es trotz aller Anstrengungen mir nicht gelungen ist, eine vollständige Reihe von Stadien zu beschaffen. Es scheint, dass die Copulation bei *T. marmorata* von der Witterung resp. vom Wärmegrade des Wassers abhängt, und dass dieselbe bei kalter Witterung unterbleibt. Ich bin bereits mehrere Frühjahre ohne jeden Embryo jüngeren Stadiums geblieben; ob sich die Begattung in anderen Regionen vollzieht, oder die Thiere aus dem Golf auswandern, oder ob sie ohne Folgen bleibt, vermag ich nicht festzustellen. Die Begattung soll bereits im Februar stattfinden: im vorigen Jahre (1899) erhielt ich keinen einzigen Embryo, weil der Februar sehr kalt war. In diesem Jahre (1900) habe ich nur wenige bekommen, bei der Öffnung der Thiere ergab es sich aber, dass die Stadien zu jung für meine Zwecke waren. Das Vorkommen der erwachsenen *T. marmorata* ist desshalb auch ein viel selteneres, als das der *T. ocellata*, deren Begattung einen Monat später zu erfolgen pflegt, wenn das Wetter und die Temperatur schon günstiger liegen.

Immerhin verfüge ich über einige Embryonen älteren und einige wenige neueren Datums und gebe hier Bericht über die Aufschlüsse, die sich aus ihnen für das behandelte Problem gewinnen lassen.

Die Sagittalschnitte bestätigen durchaus, was an *T. ocellata* beobachtet ward. An einem Embryo von 1,5 mm Länge, XXXIII 279, dessen Medullarplatte noch keinen Ansatz zur Rohrbildung aufweist, zähle ich sieben deutlich von einander abgegrenzte Somite, das vorderste derselben liegt ziemlich genau in der Mitte des Körpers und ist zugleich das größte. Vor ihm trifft man wieder eine Anzahl undeutlich von einander geschiedener, urwirbelartiger Abschnitte des Mesoderms, die, je näher die Schnitte der Chorda fallen, um so bestimmter ihre Somitnatur erkennen lassen. Das hinterste derselben ist seinem Umfange nach dem auf ihn folgenden vordersten der sieben deutlich geschiedenen Somite gleich, aber es ist so unregelmäßig von Kernen durchsetzt, dass man wohl annehmen darf, zwei kleinere Somite in ihm repräsentirt zu sehen. Vor ihm liegen zwei kleine, durch die Gruppirung der Zellen erkennbare Somite. Vor

diesen sind hier und da noch weitere Gruppirungen des Mesoderms in Urwirbelform zu sehen, aber nicht mit Sicherheit als umschriebene Somite zu zählen.

Der Embryo XXXIII 91 misst 2,1 mm Länge und lässt, von jenem größten Occipitalsomit angefangen, caudalwärts zwölf Somite deutlich erkennen. Vor ihm liegt gleichfalls ein beträchtlich großes Somit und ist gegen seine Vormänner eben so deutlich geschieden, wie gegen seinen Nachfolger. Seine Urwirbelhöhle ist größer, als die der übrigen; dies ist vielleicht das einzige Symptom, aus dem sich erkennen lässt, dass es aus Verschmelzung entstanden sei. Vor diesem liegen wieder beträchtlich kleinere, wie wir sie auch schon bei *T. ocellata* kennen lernten; das erste derselben ist etwas größer als die anderen, jedes aber zeigt eine deutliche Urwirbelhöhle, nur die des vordersten geht nach vorn in einen größeren Mesodermspalt über, welcher durch die entweder gar nicht erfolgte oder unvollkommen bewirkte Theilung im Vorderkopfmesoderm bestehen geblieben ist. Auf der anderen Seite verhalten sich die Dinge ähnlich, nur stehen die eben erwähnten vier kleineren Somite in anderen Größenverhältnissen zu einander: das zweite ist das längste, offenbart aber Spuren einer unvollkommenen Theilung in zwei kleinere Somite. Die Medullarplatte dieses Embryos ist noch ihrer ganzen Länge nach offen, ihre Seitentheile sind aber schon aufgebogen, so dass im Querschnitt die Medullarplatte wie die Mondsichel aussehen würde. Kiemensäcke sind noch nicht angelegt, nur bemerkt man eine leichte Erweiterung des Entodermlumens am Vordertheil desselben.

Der Embryo XXXIII 83, der auf Taf. 6 Fig. 1—8 abgebildet ist, misst 2,8 mm Länge. Sein Medullarrohr ist beinahe völlig geschlossen, nur am Vorderkopf, in der Umgebung des späteren Neuroporus, ist es noch in größerem, ovalem Bezirk offen. Eine Scheidung zwischen dem Bereich des Spritzlochsackes und des späteren Hyoidsackes ist eingetreten: beide wölben sich gegen das Ectoderm vor und pressen dabei das Zellenmaterial der Seitenplatten zusammen, resp. drängen es nach vorn und nach hinten aus einander, so dass man erkennen kann, welche Bestandtheile derselben in die spätere Mandibular-, Hyoid- und Glossopharyngeus-Visceralbogenhöhle gelangen werden. Es lässt sich dabei leicht abzählen, wie viel ursprünglich metamerische Abschnitte der Seitenplatten in diese Visceralbogen eintreten, doch soll uns das hier nicht näher beschäftigen: dazu wird bei der Bearbeitung des Vorder-

kopfes der richtige Ort sein. Die Occipitalsomite zeigen sich bei diesem Embryo fast ohne Interpolation kleiner Urwirbel, auch machen sich keine wesentlichen Verschmelzungen bemerkbar, während solche am Vorderkopf sehr erkennbar sind. Welche Bezeichnung für die auf Fig. 2 u. 5 abgebildeten Urwirbel die richtige sein würde, ist schwer zu sagen; ob das vorderste der größeren Somite *u* oder *v* sein muss, lässt sich nicht feststellen, da noch keine Spur der Vagusplatte und eben so wenig der Kopfniere angelegt worden ist.

Bei einem eben so alten Embryo von 2,8 mm Länge (XXXIII 92) (Taf. 7 Fig. 1 und 2), dessen Spiracularsack von dem Gesammtlumen des Darmes bereits differenzirt ist, und dessen Somite noch ziemlich frei neben einander liegen ohne sich allzusehr an einander abzuplatten, folgen auf neun ziemlich gleich lange Urwirbel zwei um $^1/_3$ längere, dann ein beträchtlich, beinahe doppelt so großer Urwirbel, dessen Höhle auf dem Längsschnitt bisquitförmig eingeschnürt erscheint, also länger als hoch ist und an der vorspringenden Grenzwand, welche diese Bisquitform hervorruft, noch mehrere Zellkerne aufweist; der dorsale Rand dieses großen Urwirbels ist eingedrückt, so dass er aus zwei ungleich langen Theilen besteht und demnach wohl aus unvollkommener Theilung zweier kleinerer Somite hervorgegangen ist. Auf diesen großen Urwirbel folgen drei von fast gleicher Größe, welche aber nur um Weniges größer sind, als die Rumpfurwirbel; ihre Urwirbelgestalt ist vorzüglich klar und deutlich; vor ihnen liegt noch ein vierter derselben Größe, welcher aber nach vorn nicht von den vor ihm liegenden Partien des Mesoderms getrennt ist, vielmehr mit denselben in einer Weise zusammenhängt, dass die Urwirbelhöhle als ein langer horizontaler Spalt erscheint, der sich bis auf die Höhe des Spiracularsackes, des einzigen bisher annähernd differenzirten Abschnittes des Entoderms, fortsetzt; an verschiedenen Stellen wird aber dieser Längsspalt durch unvollständige Zwischenwände in ungleich große Abschnitte geschieden — Abschnitte, welche unschwer als unvollständig gebliebene Urwirbel wieder zu erkennen sind. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos sind die Größenverhältnisse wiederum etwas anders: auf die normal großen Rumpfsomite folgen die Occipitalsomite in langsam zunehmender Länge, aber ohne dass ein einzelnes so groß würde, wie das größte auf der anderen Seite. Vor dem größten liegen wiederum vier kleinere Urwirbel, von denen aber die beiden mittleren mit einander so verschmolzen sind, dass ihre

Urwirbelhöhle in Eins geflossen ist. Gleichzeitig bemerkt man an ihnen ein Verhältnis sehr deutlich, welches bereits bei *T. ocellata* erwähnt ward und hier nochmals besprochen werden soll. Die Urwirbelbildung resultirt allerdings in einer Sonderung des Mesoderms in annähernd cubische Abschnitte, welche einen Hohlraum umschließen, dessen Wandungen epithelienartig angeordnet sind und aus Zellen bestehen, deren Kern nach außen, deren plasmatische Verlängerung convergirend gegen die Höhle sich richtet. Man würde sich aber irren, wollte man annehmen, dass die Bildung dieser cubischen Abschnitte immer auf einen Schlag und so zu sagen fix und fertig erfolge. Vielmehr geht dieselbe oft genug durch allmähliches Eindringen von Furchen in das am Ende des Körpers befindliche noch ungetheilte Mesoderm vor sich; die Furchen aber dringen von verschiedenen Stellen unregelmäßig vor, so dass der spätere neue Urwirbel sowohl mit seinem Vorgänger, als auch mit seinem noch gar nicht in Abspaltung begriffenen Nachfolger in mehrfachem Wandungszusammenhange verbleibt, der sich erst allmählich löst. So findet man denn caudalwärts bei der fortschreitenden Abspaltung von Urwirbeln von dem unsegmentirten Mesoderm ziemlich häufig, dass drei oder vier Urwirbel, die man bereits als solche zählen muss, doch noch an verschiedenen Stellen ihrer Wandungen mit einander verbunden geblieben sind und erst bei weiter gehendem Wachsthum diese Verbindungen aufgeben. Ähnliche Processe aber finden am Vordertheil des Embryos statt, von den sog. Occipitalurwirbeln angefangen und dieselben in gewissem Sinne eingeschlossen — aber während am Schwanz die fortschreitende Urwirbelbildung zur schließlichen völligen Sonderung des einen vom anderen führt, bleiben am Kopfe an vielen Stellen die Verbindungen zwischen den Urwirbeln bestehen, und es kommt zu keiner Trennung, vielmehr verschmelzen die unvollkommen getrennten Urwirbel zu größeren Einheiten oder wandeln sich zu Mesenchym um oder lösen sich schon histolytisch auf, ehe sie zu einer wahrnehmbaren Individualisation gelangen. Ich erwähne das hier nur, weil die Verbindung der Urwirbel *t* und *s* auf Taf. 7 Fig. 1 u. 2 mir den Anlass dazu bietet. Man sieht nämlich auf Taf. 7 Fig. 1 u. 2, wie die beiden Urwirbel *t* und *s* zwischen sich eine deutliche dorsal-ventrale Trennungsfurche und mit Zellkernen ausgestattete unvollkommene Zwischenwände aufweisen, wodurch sie genau so geschieden werden sollten, wie die entsprechenden Urwirbel auf der anderen Seite; indess bleibt diese Trennungsfurche

nur lateral bestehen, greift weder auf die ventrale noch dorsale Wandung und noch weniger auf die mediale über, und die Zwischenwand geht nicht durch die ganze Breite des Somits hindurch, vielmehr zeigt Fig. 1, dass beide Urwirbel verbunden bleiben und vor Allem eine gemeinschaftliche Urwirbelhöhle aufweisen. Andererseits ist der davor liegende Urwirbel, welcher auf der anderen Seite mit seinem Vordermann verbunden war, auf dieser Seite selbständig und nicht mit seinem frontalwärts liegenden Genossen verschmolzen. Es beweisen also alle diese Ungleichheiten und Unregelmäßigkeiten auch hier wiederum, dass es keine durchgreifenden Regeln in der Segmentirung des Kopfmesoderms giebt, dass vielmehr alle möglichen Combinationen und Varianten an der Tagesordnung sind.

Bei einem Embryo von ca. 3,2 mm Länge (XXXIII 96), welcher drei Kiemensäcke in der Anlage erkennen lässt — die Zahl der Urwirbel ist nicht genau zu eruiren, da der Leib gekrümmt ist — sind die Urwirbel des Rumpfes fast alle von gleicher Länge bis zu denjenigen, welche bis zu den sog. Occipitalurwirbeln reichen. Diese erscheinen wesentlich größer, etwa wie 4 : 7 oder gar 4 : 8, d. h. also doppelt so groß. Es sind ihrer vier, und der zwischen diesen vier Occipitalurwirbeln und den Rumpfurwirbeln befindliche ist etwas größer, als der letzteren einer. Auf die vier Occipitalurwirbel folgt dann eine Anzahl von Somiten, welche nicht so scharf geschieden sind, wie diese vier Occipitalurwirbel und auch nicht ganz so groß, aber doch noch größer als die Rumpfurwirbel; vor Allem aber ist zu bemerken, dass sie von ungleichen Längsdimensionen sind, und dass sie nach vorn zu immer ungleicher und in ihren Abgrenzungen oder Zusammenhängen unbestimmter werden, so dass eine genaue Zählung der gesammten, vor den vier großen Occipitalurwirbeln gelegenen Somite nicht möglich erscheint. Es kann also auch bei diesem Embryo die Annahme von der graduellen Längszunahme der Somite bis zum zweiten Kopfsomit (Mandibularsegment) nicht festgehalten werden.

Bei dem Embryo XXXIII 89 von 3,5 mm Länge (Taf. 5 Fig. 16a, b, c) finden sich nur vier Occipitalurwirbel, die um je ein Drittel länger sind, als die Durchschnittslänge der Rumpfurwirbel beträgt. Vor diesen längeren Occipitalurwirbeln bestehen aber sechs kleinere, deutlich geschiedene Urwirbel, deren jeder kaum oder nicht die Länge der Rumpfurwirbel erreicht. Der vorderste dieser sechs kleineren Occipitalurwirbel schneidet ab mit dem dritten

Kiemensack, also etwa auf der Höhe des späteren N. glossopharyngeus. Leider sind die Schnitte der anderen Seite desselben Embryos verunglückt, so dass sich nicht ermitteln lässt, ob dieselben Größenverhältnisse der Occipitalsomite auch dort bestehen. Aber an den vorliegenden der einen Seite lassen sich sehr interessante Verhältnisse feststellen, wie es auf den begleitenden Abbildungen geschehen ist. Man sieht nämlich auf das deutlichste (ich habe das durch senkrechte Linien anschaulich zu machen gesucht, welche, nach den seitlich vorhandenen Gliederungen geordnet, die Ungleichheit der medialen Verhältnisse deutlich erkennen lassen), dass die Segmentation der kleineren sechs Urwirbel auf der lateralen Wandung eine andere ist, als auf der medialen, der Chorda zugewandten, dass mehr Somite lateralwärts zu erkennen sind, als medialwärts. Da nun aber die eigentlichen Myotome, d. h. die Muskelfasern bildenden Abschnitte in der medialen Lamelle liegen, so ahmen sie auch deren Metamerisation nach, es bilden sich also weniger Myotome aus, als ursprünglich Somite angelegt worden sind.

Bei einem anderen Embryo von 3,6 mm Länge (XXXIII 94), mit deutlicher angelegten drei Kiemensäcken, folgen auf die beträchtliche Zahl gleich langer Rumpfsegmente, die sich dicht an einander abplatten, fünf allmählich an Länge zunehmende Occipitalsegmente, deren vorderstes schließlich doppelt so groß ist, als ein Rumpfsegment. Dann folgt ein Urwirbel, der in seiner dorsalen Längslinie sogar dreimal so lang ist, als ein normaler Rumpfurwirbel, der aber in seiner ventralen Partie eine deutliche Spaltung auf seinem vorderen Drittel erkennen lässt. Vor ihm liegen wieder undeutlich geschiedene, in einander übergehende Urwirbel, welche aber einen wesentlich geringeren Längsdurchmesser haben würden, wären sie von einander zu trennen. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos erkennt man, nach den normalen Rumpfurwirbeln, sechs Occipitalurwirbel von annähernd gleicher Länge, deren jeder etwa $^1/_3$ länger ist, als die Rumpfurwirbel, und deren vorderster bis an die hintere Grenze des dritten, in der Anlage befindlichen Kiemensackes reicht. Über diesem Kiemensack befinden sich weiter zwei ziemlich deutlich von einander zu unterscheidende Urwirbel, die jeder um ein Geringes kleiner als einer der sechs Occipitalurwirbel sind. Dies sind lauter metotische Urwirbel, denn die Ohranlage liegt zwischen dem zweiten und dritten Kiemensack. Auch hier ist also die Regel der frontalwärts an Länge zunehmenden Somite illusorisch.

Ich könnte noch eine Reihe ähnlicher Varianten desselben Themas anführen, aber es würde dabei nichts Wesentliches gewonnen. Nur ein Verhältnis möchte ich auch hier noch des Näheren beleuchten, weil es weiteres Licht auf das Zustandekommen der großen Occipitalsomite wirft. Der Embryo XXXIII 80 lässt zwischen großen Occipitalurwirbeln einen ganz kleinen erkennen, der kaum halb so groß ist, wie die kleinen Rumpfurwirbel, und auch nur auf der äußeren Seite der Mesodermplatten zu erkennen ist (Taf. 7 Fig. 3—6 *a*). Dies ist kein isolirtes Vorkommen: solcher ganz kleiner Urwirbel zwischen den Occipitalsomiten wird man bei *T. marmorata* öfters gewahr — an dem vorliegenden Embryo findet er sich auf beiden Seiten, bei anderen auch oder nur auf einer Seite (Taf. 5 Fig. 11 u. 12 *a* und 13 u. 14). Auf Horizontalschnitten zeigt sich bei *T. marmorata* vielleicht noch deutlicher, als bei anderen Selachiern, wie die Bildung der Occipitalsomite bedingt und beeinflusst ist von Hemmungs- oder Rückbildungstendenzen. Worin diese Einflüsse bestehen oder bestanden haben und welche Umgestaltungen sie besonders hervorgerufen haben, werden wir weiter unten zu betrachten haben. Hier sollen zunächst nur die thatsächlichen Befunde erwähnt werden.

Bei einem Embryo von 1,5 mm Länge (XXXIII 280), welcher also eben so lang ist, wie der Embryo 279, der in Sagittalschnitte zerlegt war, kann man auch mit größerer Genauigkeit als bei dem sagittal geschnittenen die Vorderkopfsomite zählen und ihre Beziehungen zu einander feststellen. Es sind auf beiden Seiten dieselben sieben Somite vorhanden, welche von der hinteren Körperhälfte des Embryos 279 beschrieben wurden; vor dem ersten und größten dieser sieben befindet sich ein eben so großer, der aber, wie bei jenen, nicht so berührungs- oder verschmelzungsfrei ist mit den vor ihm liegenden Mesodermtheilen, wie sein Nachfolger. Wir haben also in der Mitte des Körpers zwei größte Somite; vor dem vorderen der beiden liegt aber das in weniger individuell gesonderte Somite getheilte Kopfmesoderm. Aber auf den dorsaler geführten Schnitten schwindet einigermaßen die Unsicherheit über die Zahl der nach vorn gelegenen Somite; man kann dieselbe vielmehr auf beiden Seiten annähernd auf sechs bis neun feststellen. Dass sie nicht mit positiver Sicherheit abgezählt werden kann, liegt an der unvollkommenen Theilung, die auf beiden Seiten wieder ihr Wesen treibt. Diese unvollkommene Theilung zeigt sich besonders darin, dass auf den verschiedenen Schnitten eine verschiedene Zahl von

Somiten zur Erscheinung kommt, und zwar verschwinden einige, so zu sagen angefangene Urwirbel auf mehr ventral liegenden Schnitten und gehen in den gemeinsamen Verband mit ihrem Nachbar auf. Es macht den Eindruck, als fehle es an Platz für die freie Entfaltung der »beabsichtigten« Zahl der Urwirbel, und einige seien durch den Druck ihrer Nachbarn gezwungen, ihre Selbständigkeit aufzugeben. Ich muss übrigens noch hinzufügen, dass es sich hier nur um diejenigen Urwirbel des Vorderkopfes handelt, welche bei Horizontalschnitten gleichfalls noch in horizontaler Lage getroffen werden; diejenigen, welche sich mitsammt der Chorda auf resp. neben der abwärts geneigten Partie des Entoderms befinden — also besonders die Theile, aus denen die Mandibularhöhle und ein Theil des von Alters sog. Somits III (aus welchem, nach der Tradition, der M. rectus externus hervorgehen soll) — sind bei dieser Betrachtung nicht berücksichtigt worden. Dass sich auch bei diesem vordersten Theil des Embryos die Gliederung in Somite beobachten lässt, und welche Erscheinungen dabei eintreten, wird an anderer Stelle ausführlich dargelegt werden.

Auf diesen Horizontalschnitten lässt sich am besten beobachten, wie weit in der Querebene des Körpers die Trennung in discrete Somite in der Occipital- und der Vorderkopfregion geht. Während die Rumpfsomite und auch noch die großen Occipitalsomite durch ihre ganze, von Dorsalschnitten getroffene Ausdehnung in ziemlich regelmäßige Quadrate eingetheilt werden, d. h. solche, die mediale und laterale, vordere und hintere Seiten aufweisen, sind die vor den großen Occipitalsomiten liegenden Urwirbel nur mit einer deutlichen medialen und je einer halben Vorder- und Hinterseite von einander geschieden — die laterale und die auf der lateralen Seite liegenden Hälften der Vorder- und Hinterseite sind nicht durch scharfe Begrenzung von einander getrennt, vielmehr geht das Zellmaterial des Mesoderms hier anscheinend regellos in einander über.

Ob dieses Zusammenfließen der lateralen Theile wiederum auf »Raummangel« zu schieben ist, weil doch an diesen Bezirken des Körpers durch die bald auftretenden Kiemensäcke das Mesoderm verdrängt und zusammengepresst wird, oder ob es schon auf erblichen Einflüssen der Hemmungsbildungen beruht, die hier durch die Entwicklung der Sinnesorgane, der Gehirnbeuge und der späteren Schädelbildung in der Unterdrückung der Muskulatur sich aussprechen, möge einstweilen unentschieden bleiben: die Erörterung solcher Fragen setzt die vorherige Schlichtung der allertiefst greifenden, über den

morphogenetischen Entwicklungsgang der Wirbelthiere bestehenden Controversen voraus. Betonen aber möchte ich, wie diese frühzeitige Auflösung der lateralen (Cutis)-Lamellen der vorderen Somite die Bildung der Anschauungen begünstigt hat, welche einen vorderen unsegmentirten Theil des Kopfes annehmen. Wie auch noch andere wichtige morphologische Fragen über die Bildung der Vorderkopfnerven und über den morphologischen Werth der Ganglien- oder Nervenleiste davon beeinflusst worden sind, werden wir an anderer Stelle erfahren. Hier begnüge ich mich damit, diese Betrachtung ausgesprochen zu haben.

Embryo XXXIII 281 von 1,8 mm Länge (Taf. 7 Fig. 7) gleicht dem vorhergehenden in allen wesentlichen Dingen und lässt sich als ein vollendetes Muster für die durch Verschmelzung oder unvollkommene Theilung zu Stande kommenden größeren Occipitalsomite verwerthen, weil an ihm auf beiden Seiten und an verschiedenen Stellen die vorher erörterte, durch enges Aneinanderliegen bewirkte Verbindung zweier, auf den dorsaler gelegenen Schnitten auf das klarste als getrennte Urwirbel angelegten Somite zu sehen ist, und zugleich die Ungleichheit der beiden Körperhälften zu Tage tritt. Ähnliche Ungleichheiten zeigt Embryo XXXIII 272 von 3 mm Länge, der auf Taf. 9 Fig. 10 u. 11 abgebildet ist.

Im Gegensatz dazu zeigt Embryo XXXIII 278 von 2 mm Länge dieselben Somite bis auf die höchste dorsale Kuppe verschmolzen, welche bei 281 und 280 dorsal noch die deutliche Scheidung in zwei kleinere Somite offenbaren und erst auf tiefer gelegenen Schnitten die Verschmelzung vornehmen; durch keine Furche oder Zwischenwand wird angedeutet, dass es sich hier um Verschmelzung gehandelt hat. Es kommt noch hinzu, dass die beiden Seiten wieder sehr ungleich erscheinen, wie das fast vorauszusehen war, da die Verschmelzungen selten auf beiden Seiten in gleichem Rhythmus vor sich gehen.

Bei zwei um Weniges älteren Embryonen XXXIII 276 und 277 hat sich schon die Medullarplatte beiderseits aufgerichtet und steht im Begriff sich zu schließen. Das Mesoderm des Vorderkopfes scheint sich noch mehr in Bedrängnis zu befinden, wie und wo es für die ihm innewohnende Tendenz, Somite zu bilden, Raum finden soll; die Unregelmäßigkeit in Lage und Größe der urwirbelartigen Bestandtheile ist in Folge dessen noch größer als vorher. Ginge sie noch etwas weiter, wie es z. B. bei *Pristiurus* der Fall ist, so würde es kaum mehr möglich sein, auf die ursprünglich vorhandenen

Gebilde einen Rückschluss zu machen, und man könnte dann wohl zu der Behauptung gelangen, die ja auch von den meisten Forschern bisher aufrecht gehalten worden ist, es handle sich entweder um sehr viel weniger Somite im Kopf, zumal im Vorderkopf, oder aber es fände gar keine eigentliche Somitbildung mehr statt, der Vorderkopf sei in die Metamerisation des Gesammtkörpers nicht einbegriffen. *Torpedo marmorata* von 1,5—2,5 mm Länge widerlegt derlei Zweifel und irrige Meinungen auf das bündigste.

F. *Scyllium canicula.*

Ein Embryo XXXVII 485 von 1,8 mm Länge zeigt auf Sagittalschnitten zehn deutlich geschiedene Somite und frontalwärts eben so wie caudalwärts von ihnen eine beträchtliche Strecke Mesoderm, welche als unsegmentirt erscheint. Caudalwärts ist sie das wirklich, frontalwärts werden wir sehen, dass es sich anders verhält. Das Nervenrohr ist nur noch vorn in der Mittellinie offen, etwa von dem vorderen Drittel der Gesammtlänge an, aber auch da sind die Medullarplatten schon steil in die Höhe gebogen. Die Chorda und das Entoderm laufen vorn in eine gemeinsame knopfförmige Spitze aus, die eher etwas aufwärts, als abwärts gebogen ist, so dass also noch keine Spur anfangender Hirnbeuge besteht.

Die zehn Urwirbel sind in der Größe nicht wesentlich von einander verschieden, nur der hinterste steht etwas zurück, was aber seiner Unentwickeltheit zuzuschreiben ist. Gegenüber den Urwirbeln von *Torpedo* fällt die Unregelmäßigkeit auf, welche die äußere Gestalt der *Scyllium*-Urwirbel offenbart: kein einziger hat eine wohlgeformte Würfelgestalt, bei allen finden sich abgerundete Ecken, zackige und ungleiche Seiten, und alle liegen ziemlich locker neben einander. Die vier vordersten lassen wohl eine kleine Größendifferenz gegenüber den hinteren erkennen, aber sie ist nicht so beträchtlich, wie wir sie bei *Mustelus* sahen; — ein geübtes Auge würde sofort erkennen, dass der vorliegende Embryo weder *Mustelus* noch *Torpedo* angehören kann.

Vor dem vordersten der zehn Somite zeigt sich das Mesoderm in sehr unregelmäßiger Gestalt. Bestimmte Abschnitte lassen sich nicht erkennen: ein Längsspalt geht parallel der Chorda bis nach vorn, aber kein einzelner Schnitt zeigt ihn ununterbrochen, vielmehr immer nur in einzelnen, längeren oder kürzeren Abschnitten. Regelmäßig oder selbst unregelmäßig eingekerbte Abschnitte der medialen

Lamelle sind nicht zu erkennen, also irgend welche auch nur entfernte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen des Vorderkopfes von *Torpedo* ist entweder nicht vorhanden, oder so verwischt, dass man auf ihr früheres Vorhandensein nicht schließen würde, hätte man nicht den Zustand von *Torpedo* gekannt.

Ganz besonders zackig und unregelmäßig gestaltet sind die lateralen Wandungen der Somite und ihr Übergang in die Seitenplatten. Auch darin unterscheidet sich *Scyllium canicula* von *Mustelus* und eben so von *Torpedo*.

Ein zweiter Embryo XXXVII 487 von gleicher Größe, dessen Nervenrohr nur um Weniges weiter geschlossen ist, zeigt eine interessante Variante gegenüber dem vorhergehenden. Aus dem Vorderkopfmesoderm hat sich vor dem ersten größeren Urwirbel noch ein ziemlich deutlicher kleinerer differenzirt, der aber als solcher nur auf einem Schnitt zu erkennen ist; auf dem nächsten lateralen eben so wie auf dem nächsten medialen Schnitt ist diese Differenzirung nicht mehr wahrzunehmen; sie beruht auf einer kleinen, mit Kernen versehenen Zwischenwand, die von der lateralen Wandung gegen die Urwirbelhöhle vorspringt. Vor diesem kleinen Urwirbel geht die dorsale Wandung des Kopfmesoderms, der ventralen dicht aufgelagert, so dass fast keine Spur eines Längsspaltes zu sehen ist, bis nach vorn, wo Mesoderm, Chorda und Entoderm noch undifferenzirt sind.

Bei einem dritten Embryo gleicher Größe XXXVII 562 findet sich zwischen dorsaler und ventraler Wandung des Kopfmesoderms vor dem ersten deutlich isolirten Somit ein sehr beträchtlicher Zwischenraum, der sogar schon an die späteren blasen- oder ballonförmigen Gestalten der Vorderkopfhöhlen erinnert. Auch lässt er eine schwache Spur von Einschnürungen erkennen, als sollte er in drei separate Hohlräume geschieden werden. Die dorsale Wandung über diesen Hohlräumen deutet gleichfalls durch kaum wahrnehmbare Vertiefungen eine gewisse Gliederung an. Die isolirten Occipital- und Rumpfurwirbel gleichen durchaus denen der vorher beschriebenen Embryonen, besonders auch in der räumlichen Isolirtheit jedes einzelnen Somits, die sich unter einander entweder gar nicht oder nur mit wenigen Zellen berühren.

Etwas weiter entwickelt ist Embryo XXXVII 564, obschon kaum von größerer Länge. Ich zähle bereits 17 deutliche Urwirbel; das Medullarrohr ist geschlossen, nur der vordere Neuroporus ist noch offen. Der vorderste Theil des Entoderms bildet eine beträcht-

liche Höhlung, und die Hirnbeuge hat schon eingesetzt. Die Somite der Occipitalregion und die vorderen Rumpfsomite haben ihre Gestalt nicht verändert: unregelmäßig, nicht Quadrate, nicht Kreise, liegen sie auf den Schnitten in deutlichen Zwischenräumen neben einander. Die Urwirbelhöhle der vorderen und größeren Somite ist etwas länglich — ja die des vordersten setzt sich nach einer Einschnürung in den Längsspalt des Vorderkopfmesoderms fort, wird dann aber noch mal eingeschnürt, so dass sich auch hier vor dem größten Occipitalsomit drei weitere Andeutungen von Somitbildung vorfinden, deren Wandungen aber doch in einander übergehen. Dass es sich in der That um eine unregelmäßige Somitbildung handelt, sieht man am besten auf etwas seitlich geführten Schnitten, wo die Übergänge der Somite in die Seitenplatten stattfinden. Die letzteren sind durch den eben einsetzenden Beginn der Kiemensackbildung bereits aus einander gedrängt: sowohl der Spiraculsack als auch der Hyoidsack fangen an, sich seitlich auszuwölben, und dadurch werden, besonders durch letzteren, die Seitenplatten der vorderen Occipitalsomite caudalwärts, die davorliegenden frontalwärts verschoben. Dadurch kann man topographische Bestimmungen gewinnen, muss sich aber davon überzeugen, dass eine halbwegs klare Metamerisation des Vorderkopfs bei *Scyllium* nicht mehr stattfindet. Eine klare Metamerisation nenne ich eine Somitbildung, wie sie uns *Torpedo* auch noch im Vorderkopf zeigt. Bei *Scyllium* ist sie aber bis auf geringe Spuren unterdrückt; was wir in späteren Stadien an gesonderten Abschnitten des Kopfmesoderms antreffen werden, ist keineswegs die ursprüngliche, vielmehr eine durchaus abgeleitete Eintheilung. Doch darüber weiter unten Näheres!

Ein Embryo XXXVII 575, der seiner bereits eingetretenen Kopfbeuge halber nicht größer als 2 mm ist, aber schon 18 deutliche Urwirbel zählt, und dessen Medullarrohr ganz geschlossen ist — sogar der vordere Neuroporus ist eben verlöthet —, lässt einen beträchtlicheren Größenunterschied zwischen den Occipitalsomiten erkennen, und zugleich auch unregelmäßige Zusammenhänge der davor liegenden Mesodermabschnitte. Aber ganz besonders charakteristisch sind wiederum die etwas seitwärts geführten Schnitte durch die Occipitalregion, weil sie eine ziemlich deutliche Composition der Occipitalsomite offenbaren. Allerdings sind die Gestalten, welche sich da ergeben, recht unregelmäßige, und Wer sich nicht an die Betrachtung dieser Theile gewöhnt und sein Auge fähig gemacht hat, leise Andeutungen aufzufassen, würde schwerlich irgend einen Zusammenhang

herauslesen. Das größte Somit liegt hinter der Kuppe der Hyoidtasche, vor ihm zwei kleinere, an die sich dann das zusammenhängende, aber unregelmäßig gestaltete Vorderkopfmesoderm anschließt, das über der Kuppe des Spritzlochsackes umbiegt und mit der Hirnbeuge abwärts zur Bildung der späteren Mandibularhöhle schreitet.

Bei einem Embryo XXXVII 479 von 4 mm Länge (Taf. 10 Fig. 6) trifft man auf ein Stadium, in welchem durch die Ausbildung der Kiemensäcke und der Nerven die Topographie durchaus sichergestellt ist. Drei Kiemensäcke sind deutlich angelegt, die beiden vordersten im Begriff durchzubrechen. Die Vagusplatte bedeckt ein großes Somit von der Seite, lässt aber den hintersten dorsalen Winkel frei, so dass derselbe über die Vagusplatte lateral und dorsal hinausragt. Dadurch giebt sich dieses Somit als *u* zu erkennen, und sein Vorgänger als *t*. Dieses steht mit dem frontalwärts gelegenen Vorderkopfmesoderm in innigem Contact, wie es ja auch bei den jüngeren Stadien der Fall ist und besonders an Horizontalschnitten hervortritt. An dem vorliegenden Embryo aber kann man in diesem vor *t* liegenden Mesoderm durch die Conformation der Contouren und die Disposition der Zellkerne noch deutlich die Reste einer früheren Urwirbelbildung gewahr werden und zählt bis auf die dorsale Kuppe des Hyoidsackes vier solcher urwirbelartigen Abschnitte, von denen der hinterste und größte caudalwärts von dem Glossopharyngeus liegt, der dritte gerade von ihm bedeckt wird, und die beiden vorderen vor ihm und unter der Ohrblase folgen. Wer die Somitbildung des *Torpedo*-Embryos kennt, wird bei diesem Anblick sofort an Bilder erinnert, die mit viel größerer Bestimmtheit und Regelmäßigkeit dort immer anzutreffen sind; er wird diese Disposition des postotischen Mesoderms bei *Scyllium* nicht für eine willkürliche oder nichtssagende Gruppirung halten, sondern darin die Recapitulation einer alten Vergangenheit erblicken, die auch den Vorfahren von *Scyllium* eine größere Zahl discreter Somite vindicirt, als die bisherigen Beobachtungen und Darstellungen anerkennen wollten. Und da dieselben Andeutungen kleiner Somitbildung auf beiden Seiten des Embryos zu erkennen sind, so gewinnt diese Thatsache eine ansehnliche Bedeutung für die Entscheidung der Frage, ob die Somitbildung bei *Torpedo* oder die bei *Mustelus* (oder *Spinax* resp. anderen eigentlichen Haien) die ursprünglichere Disposition treuer recapitulirt. Man würde also für das vorliegende Stadium keine Schwierigkeiten haben, in dem Somit *t* auch die

Somite *s*, *r* und *q*, die wir bei *Torpedo* gefunden haben, wiederzuerkennen, nur darin würde vielleicht diese Bezeichnung unrichtig sein, dass sie *t* hier überhaupt zur Verwendung brächte, weil nämlich wahrscheinlich das Somit *t* eines *Torpedo* in dem Somit *u* von *Scyllium* mit einbegriffen ist. Jedenfalls aber entspricht das Somit *u* und *t* von *Scyllium* den gleichnamigen Somiten von *Mustelus* und, nach der Darstellung Braus', von *Spinax*, wodurch denn auch implicite für diese beiden Formen eine ursprünglich größere Zahl gesonderter Occipitalsomite angenommen werden müsste.

Das Somit *u* ist bei diesem Embryo übrigens nicht größer, als sein Nachfolger *r*, beide lassen eine große Urwirbelhöhle erkennen und gleich große Myotomanlagen.

An einem 5 mm langen Embryo XXXVII 480 zeigen sich durchaus ähnliche Verhältnisse, nur ist die Composition von *t* aus vier kleineren Urwirbeln nicht deutlich oder bereits durch weitere Auflösungen verwischt. Die Umwandlungen der medialen Lamellen zu Muskelzellen und Fasern sind regelrecht vollzogen — und Niemand würde zweifeln, dass die Somite resp. Myotome *u* und *t* uranfänglich einheitliche Metameren gewesen seien. Dass es am Vorderkopf, in der prootischen Region weniger »programmmäßig« bei der Bildung der »Mesodermsegmente« hergeht, braucht uns hier nicht zu beschäftigen, das wird später sehr eingehend und befriedigend geschehen.

Embryo XXXVII 612 von 6 mm Länge ist bemerkenswerth durch die auf beiden Seiten auf das deutlichste zu beobachtende Verschmelzung der beiden Somite *u* und *r*, so dass eine gemeinsame Höhle der Länge nach durch beide geht, die sich sogar rechts noch mit der Höhle von *t* in Verbindung setzt — somit an das Verhalten erinnert, das wir bei einem *Heptanchus*-Embryo kennen lernten. Auch die bereits vorhandenen Muskelfasern scheinen ohne Unterbrechung in Zusammenhang mit einander zu stehen.

Bei Embryonen von 8, 10 und mehr Millimeter Länge findet sich nur noch eine Spur von Muskelfasern von *t*, wogegen *u* noch deutliche Myotombildung offenbart, also Erscheinungen, wie sie auch Braus von *Spinax* berichtet, und wie sie überhaupt typisch sind. Braus erwähnt aber noch anderer Erscheinungen, auf welche ich schon oben pag. 39 hinwies und an dieser Stelle näher eingehen möchte, weil *Scyllium* sich gerade sehr gut dafür eignet, dieselben zu erörtern.

Braus legt wiederholt größten Nachdruck auf die Verschiebungen, welche zwischen den Somiten und der Vagusplatte stattfinden, und

bemüht sich, nachzuweisen, dass die Somite »nach vorn wandern«. Als Beweis für diese »Wanderungen« der Somite sieht er ihre Lagenveränderung gegen den caudalen resp. rostralen Vagusrand an. Er erwähnt z. B. vom Somit *u* (6. pag. 466): »Die Lage des Somit *u* bei *Spinax* ist anfänglich eine derartige, dass fast die ganze vordere Hälfte über den caudalen Rand des Vagus nach vorn hinausragt. Sie liegt dabei medial vom Vagus, wird also von ihm bedeckt. Der hintere, etwas größere Theil des Somit liegt bei seitlicher Ansicht hinter dem Vagusrand frei vor. In älteren Stadien verschiebt sich das Somit nach vorn und liegt völlig medial vom Vagus. An seinem vorderen Rand treten Muskelelemente vom Somit *t* in ihn ein; er selbst verbindet sich mit dem folgenden Urwirbel *v* an den meisten Stellen. Nur an einigen ist die ursprüngliche Trennung stets erkennbar. An solchen Stellen sieht man, dass der hintere Rand über den caudalen Rand des Vagus rostralwärts verschoben ist. Der vordere Rand ragt über den rostralen Rand des Vagus hervor, ist aber dort nicht weiter zu verfolgen, da die Stärke des Zerfalls nichts Genaues mehr erkennen lässt. In den folgenden Stadien ist Somit *u* gänzlich verschwunden.«

Mutatis mutandis ließe sich diese Darstellung auch auf *Scyllium* übertragen — und auch mit allen übrigen Selachiern mag es ähnlich stehen. Aber Braus scheint der Meinung zu sein, dass der active Factor dieser Verschiebungen das Somit, nicht die Vagusplatte sei — und dagegen möchte ich Einspruch erheben. Sicherlich ist nicht zu leugnen, dass auch die Bestandtheile des Somits Veränderungen durchmachen — so z. B. die Auflösung der Cutislamelle behufs Cutisbildung am Ectoderm; ferner die Umwandlung der Zellen der medialen Lamelle zu Muskelfasern, wodurch die Länge des Somits einige Veränderungen erfährt, da die Fasern nicht alle an derselben Stelle anfangen und aufhören. Aber dennoch liegt nicht in diesen inneren Umwandlungen des Somits die Hauptursache der relativen Ortsveränderung zwischen ihm und der Vagusplatte, vielmehr ist der viel veränderlichere Factor die Vagusplatte, welche eine außerordentliche Zunahme und Complication und damit natürlich auch eine entsprechende Ortsveränderung erfährt.

Die Vagusplatte erlangt zunächst durch die allmählich eintretende und in starker Progression zunehmende Bildung ihrer motorischen Fasern eine Volumvergrößerung, die ihre Ränder caudalwärts verschiebt, und sie würde von Anfang an sogar über Somit *v* und *w* hinüberreichen, wenn die hintersten Accessoriusfasern in der

Richtung der Querebenen ihres Austritts verliefen. Statt dessen verlaufen sie schräg nach vorn und verlassen das Medullarrohr in sehr spitzem Winkel, um in die Vagusplatte einzudringen. Immerhin aber verschiebt sich der caudale Rand der Vagusplatte durch die Aufnahme und Einfügung dieser hintersten Accessoriusfasern nicht unbeträchtlich — und wir werden weiter unten sehen, wie sogar bei *Torpedo* isolirte Faserbündel des Accessorius von Zellen des Somits *c* umringt und ganz von dem Zusammenhang mit der Vagusplatte abgeschnitten werden. Und damit die Wandelbarkeit in der Lage des »hinteren Vagusrandes« recht in die Augen fallend erscheine, findet eine solche Faserabtrennung mehrfach nur auf der einen Seite des Embryos statt, während auf der anderen das Somit *c* den Vagusrand nicht erreichte. Und so ergiebt sich, dass die Abgrenzung der Somite auf beiden Seiten des Embryos durchaus nicht gleichmäßig ist, dass man also aus der gegenseitigen Lagerung von Somit und Vagusplatte kein sicheres Kriterium über ihre Verschiebungen gewinnen kann.

Noch mehr aber verändert sich die Gestalt und Lage der Vagusplatte, wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden, durch die Aufnahme der Placoden- und Lateralis-Elemente in ihren Gesammtbestand. Es leuchtet von selbst ein, dass die große Fasermasse, welche aus den allmählich entstehenden einzelnen Vagusganglien und aus deren sog. dorsalen (Schleimcanal-) Ästen und dem mächtigen Lateralis in den Verband der Vagusplatte übergeht, ihre Ausdehnung wesentlich vergrößern und damit auch solche Ortsveränderung hervorrufen muss, dass an eine fixe unbewegliche Lage des »caudalen« oder »frontalen« Vagusrandes nicht zu denken ist. Da aber außerdem noch durch die Ausdehnung des gesammten Kiemenkorbes eine sehr beträchtliche Verschiebung auch der Kiemenganglien und Nerven erfolgt, und diese Verschiebung nur caudal erfolgen kann, so »wandern« eben die Vagusbestandtheile caudalwärts — und dabei müssen sie nothgedrungen andere Stellungen zu den neben resp. hinter ihnen liegenden Somiten erreichen, als sie von Anfang an hatten, so lange die Vagusplatte ein kleiner, ziemlich schmaler und eingeengter Theil der Ganglienleiste war. Wer also aus den gegenseitigen Verschiebungen der Somitgrenzen und Vagusplattengrenzen eine »Wanderung« der ersteren nach vorn deducirt, verfällt der optischen Täuschung Desjenigen, der im still stehenden Eisenbahnwagen sitzt, aber an einem vorbeifahrenden Zuge seine eigene Bewegung wahrzunehmen glaubt.

Mit dem Wachsthum des Embryos wächst auch die Vagusplatte, zugleich aber verändern die allmählich entstehenden Nervenfasern ihre Richtung: anfänglich vertikal vom Rücken zum Rand gehend, wird sie allmählich schräg und schräger, bis sie schließlich, zumal an den Wurzelsträngen, fast ganz horizontal verläuft. Damit ist natürlich eine fortgesetzte Verschiebung der caudalen Vagusgrenze nach hinten nothwendig verbunden.

Dass neben diesem sehr beträchtlichen Ortswechsel auch eine Concentration der Occipitalsomite und hierdurch ein Zusammenrücken ihrer Elemente stattfindet, kann bereitwilligst zugegeben werden: das verschiedenartige Wachsthum aller Theile des Embryos bedingt natürlich immer gewisse gegenseitige Lagenveränderungen, besonders von Bildungen, welche an diesem progressiven Wachsthum sich entweder nicht betheiligen oder gar durch Abnahme ihrer Elemente der Auflösung verfallen. Keinenfalls aber darf man die relativen Verschiebungen zwischen Vagusplatte und Occipitalsomiten im wachsenden Embryo als einen Beweis des Vorwanderns der gesammten Somite in den Bereich des Kopfes ansehen.

Dass sowohl die dorsalen Bezirke der Myotome als auch die hypobranchiale Urwirbelmuskulatur nach vorn auswachsen, ist sicher; dass dabei auch Bezirke in Anspruch genommen werden, die früher ontogenetisch wie phylogenetisch anderen Bildungen gehörten, ist selbstverständlich — welche Motive aber zu diesen Veränderungen geführt haben, und wie weit eine Ausdrucksweise gerechtfertigt ist, wie sie Braus l. c. pag. 493 anwendet (— »ferner lässt die Ontogenese noch die Wanderungen erkennen, welche die metotischen Somite erlitten haben, um in das Kopfgebiet zu gelangen« —), will ich erst erörtern, wenn in einem umfangreichen weiteren Aufsatz die Morphogenese des Vorderkopfes auf Grund umfassender neuer Untersuchungen besser übersehen werden kann, als es bisher je der Fall gewesen ist, und der ganze Begriff »Kopf« eine klarere, von vergleichend-anatomischen Traditionen möglichst befreite Gestalt gewinnt.

Die Prüfung von Horizontalschnitten bestätigt deutlich, dass man es bei den größeren Occipitalsomiten mit unvollkommener Theilung zu thun hat. Ein Embryo XXXVII 571 von 1,5 mm Länge (Taf. 10 Fig. 1—5) zeigt sieben Somite, die vorderen aber sind nicht klar; vielmehr ist auf der linken Seite das größte Somit in ähnlicher Weise gestaltet, wie bei dem Embryo XXVIII 634 von

Mustelus laevis. Das Somit besteht nämlich, wie dort, aus zwei Abschnitten, einem größeren hinteren und kleineren vorderen, die aber räumlich nicht von einander getrennt sind, sondern nur durch eine dorsal und ventral eindringende Zwischenwand mit Kernen abgetheilt werden. In der Mitte fehlt diese Zwischenwand, die Urwirbelhöhle ist bisquitförmig und geht aus einer Abtheilung in die andere über, so dass das ganze Somit als ein einziges erscheint. Auch die beiden vor diesem liegenden kleineren Somite hängen mit einander so zusammen, dass man auch von einer unvollkommenen Theilung sprechen muss. Aber da die Partie, welche die Verbindung bildet, ziemlich schmal ist, so erkennt man mit größerer Leichtigkeit, dass es sich hier um zwei nicht völlig getrennte Somite handelt. Das vorderste dieser beiden kleineren geht seinerseits unmerklich in das Vorderkopfmesoderm auf. Auf der rechten Seite besteht zwar dieselbe Verbindung zwischen einem größeren und einem kleineren Somit, aber die Trennung ist etwas weiter gediehen, so dass man gleich übersehen kann, dass es sich factisch um zwei Individuen handelt.

Auch bei diesem Embryo sind die einzelnen Somite räumlich mehr von einander geschieden und gleichen in ihrer Anordnung viel mehr dem Mustelus- als dem Torpedotypus.

Bei einem Embryo XXXVII 574 von 2,2 mm Länge finden sich die beiden größeren Somite wieder, und man kann sie topographisch einigermaßen recognosciren, da vor dem vorderen der Hyoidsack sich zu bilden anfängt. Danach würden also diese beiden Somite nach Fürbringer-Braus'scher Terminologie mit den Buchstaben *t* und *u* zu bezeichnen sein — und das passt auch für den Vergleich mit *Mustelus*. Das größere, hintere, *u* zeigt denn auch noch Andeutungen einer Verschmelzung aus einem hinteren und einem kleineren vorderen Somite, und eben so kann man an *t* eine mittlere Einschnürung wahrnehmen, die auf unvollkommene Theilung schließen lässt. *t* und *u* sind größer als die folgenden Somite, und auf dorsaler gelegenen Schnitten geht *t* sogar frontalwärts in die Mesodermmasse des Vorderkopfes ohne wahrnehmbare Grenze über.

Bezüglich der Occipitalnerven bei *Scyllium canicula* kann ich hervorheben, dass die Ganglienreste sich gelegentlich bei ganz jungen Embryonen noch für *w* beobachten lassen, dass aber bei Embryonen von 7 mm auch diese schon verschwunden sind, und bei älteren nur noch x, y, z vorkommen; auch diese verschwinden sehr

bald, so dass Embryonen von 12 und mehr Millimetern fast nur noch Reste für *z*, selten für *y* aufweisen.

Dagegen bleiben die ventralen Wurzeln für *v*, *w*, *x* etc. fast regelmäßig bei denselben Embryonen noch erhalten, welche bereits die entsprechenden dorsalen Ganglienreste verloren haben; ich kann somit SEDGWICK's Angaben, welche FÜRBRINGER (l. c. pag. 545 Anmerkung) erwähnt, durchaus bestätigen. Es widerlegt somit auch hier die weiter fortschreitende ontogenetische Forschung die Behauptung FÜRBRINGER's (l. c. pag. 438), dass die vergl. Anatomie durch den Nachweis der ventralen Wurzeln für *v* und *w* bei den Notidaniden weiter reiche, als die Ontogenie. (Vgl. pag. 40 über *Torpedo*!)

G. *Scyllium catulus*.

Ich beginne wiederum mit Sagittalschnitten.

Der erste Embryo XXXVI 75 misst 1,8 mm. Die Medullarplatten sind nur in geringem Maße aufgerichtet, ein Beginn zum Schluss des Rohres ist noch nirgends gemacht. Das Entoderm endet vorn mit abgestumpftem Ende, ziemlich weitem Lumen, die Chorda ist noch am äußersten Ende von der Entodermwandung so wenig zu trennen, dass man sie auch noch in dem stumpfen blinden Ende des Entodermsackes, also in der Vorderwand desselben, suchen darf. Bei keinem anderen der mir bekannten Selachierembryonen ist das vordere Ende des Entoderms so abgestumpft, und das Lumen von solchem Durchmesser.

Das Mesoderm ist in 11—15 Somite getheilt. Wenn es auffallend erscheinen sollte, dass keine bestimmte Zahl angegeben wird, so will ich gleich von vorn herein es aussprechen, dass *Scyllium catulus* nächst *Torpedo* die meisten Anzeichen einer Gliederung des Vorderkopfmesoderms in Urwirbel erkennen lässt, wesshalb man eben nicht sicher zählen kann, wie viel solcher Urwirbel am Vorderkopf einigermaßen deutlich erkennbar sind.

Die Größe der einzelnen Somite hängt dabei natürlich davon ab, welche Reste von Verschmelzung oder unvollkommener Theilung erhalten geblieben sind, und ist desshalb nicht nur individuell verschieden, sondern auch ungleich auf den beiden Hälften desselben Embryos. Die späteren Occipitalsomite sind auch schon in den frühesten Stadien bedeutend größer, als die hinteren Rumpfsomite, offenbaren aber in ihren Seitentheilen so vielfache Unregelmäßigkeiten, dass man nicht leicht an ihre ursprüngliche Einheit glauben

wird, wenn man ein längeres vergleichendes Studium dieser Region bei den verschiedenen Selachiern vorgenommen hat. Dem naiven Auge offenbaren sie freilich keine Spuren von Theilung und würden desshalb gewiss als primitive, einfache Urwirbel angesprochen werden. Bei späteren Stadien dieser selben Urwirbel wird aber auch das naive Auge stutzig werden. Weniger Zweifel über Verschmelzung oder unvollkommene Theilung werden bei den otischen und prootischen Partien des Mesoderms bestehen, denn die Spuren deutlicher Urwirbelbildung gehen nach vorn bis nahezu in die Region der späteren Mandibularhöhle. Zwar ist mitunter der Spalt zwischen dorsaler und ventraler Lamelle des Mesoderms beträchtlich lang, aber dennoch zeigen die Wandungen deutliche Urwirbelstructur auch bei in einander laufender Höhlung; und bei späteren Stadien sieht man mehrfach deutliche Scheidungen, wo das frühere Stadium sie nicht zeigt. Wie viel Somite in diesem Vorderkopfmesoderm aufgegangen sind, bleibt natürlich wie überall zweifelhaft — da sich aber mehrfach kleinere Urwirbel deutlich unterscheiden lassen, so werden es sicher nicht wenige sein — es herrscht eben beträchtliche Variation, aber es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die Annahme einer gleichmäßigen Urwirbelbildung am Vorderkopf und in der Ohrregion auch durch *Scyllium catulus* eine Bestätigung erfährt.

Ein zweiter, kaum größerer Embryo (XXXVI 33) zeigt als interessante Variante beträchtliche Ungleichheit in der Größe der metotischen Somite, also derjenigen, welche man mit *u—y* bezeichnen würde, so dass der Verdacht, welcher sich bei Betrachtung des vorigen Embryos schon regte, hier wesentliche Bestätigung gewinnt, dass es nämlich dabei Verschmelzungen gäbe, welche sich nachher bei der Bildung einheitlicher Myotome nicht mehr nachweisen lassen würden. Auch das Vorderkopfmesoderm lässt die ursprüngliche Urwirbeldisposition erkennen, aber in unregelmäßiger Durchführung und fast ohne eine Spur von Spaltbildung: nur zwei Somite, welche etwa unter der späteren und hier noch nicht angelegten Ohrblase gelegen sind, zeigen deutliche aber sehr kleine Urwirbelhöhlen.

Auf einzelnen Schnitten ist die Urwirbelstructur des Vorderkopfs und der Occipitalgegend so deutlich, dass, würde mir ein solcher Schnitt ex improviso vorgelegt, ich ihn für einen weniger gut gelungenen Schnitt durch einen Embryo von *Torpedo marmorata* erklären würde.

Ein 3 mm langer Embryo XXXVI 32 ist leider so gekrümmt, dass es unmöglich war, ihn in irgend einer constanten Richtung in Schnitte zu zerlegen. Dennoch liefert er ein interessantes Factum in dem Bestehen eines ziemlich großen Occipitalsomits, dem ein ganz schmales so angefügt ist, dass an dem Myotom von dieser Verbindung wiederum kein deutliches Bild gewonnen wird, dagegen die Cutislamelle sicherlich bei weiterer Entwicklung von zwei getrennten Stellen aus gegen das Ectoderm proliferiren würde.

Ein weiterer Embryo XXXVI 71 von 3 mm Länge zeigt ähnliche Verschmelzungen, und auch wiederum an den Somiten *u*—*x*. Die medialen Lamellen haben bei diesen Somiten eine einheitliche Gestalt; nicht so die lateralen, vielmehr zeigt sich *t* aus drei Somiten componirt, deren vordere beiden Abtheilungen wiederum enger mit einander verbunden sind, während die hintere fast als selbständig isolirtes Somit betrachtet werden kann; *u* ist lateral aus zwei kleineren, ziemlich gleich großen Abschnitten gebildet; zwischen *w* und *x* findet sich ein kleines, nur halb zur Geltung kommendes Somit, und *x* selbst ist aus einer vorderen größeren und hinteren kleineren Abtheilung aufgebaut. So ist es auf der einen Seite; auf der anderen zeigen sich zwar auch Spuren solcher zwischengeschalteten Bildungen, zumal näher an den ventralen Theilen, aber im Ganzen sind die Occipitalsomite gleichmäßiger gebaut. Das Vorderkopfmesoderm macht aber auch bei diesem Embryo viel mehr den Eindruck regelmäßiger, wenn auch in der Bildung unterbrochener und unvollkommener Somitbildung als bei irgend einem anderen Embryo außer *Torpedo*, wie es denn z. B. über der breiten Kuppe des Spritzlochsackes ziemlich deutlich 3—4 Somite erkennen lässt. Doch das gehört in eine spätere Arbeit, eben so wie die Darstellung der Anlage der mandibularen Kopfhöhle dieses Embryos.

Je älter die Embryonen werden, um so mehr schwinden natürlich die Anzeichen ursprünglicher Composition oder unvollkommener Theilung an den Occipitalsomiten, deren bedeutendere Größe gegenüber den Rumpfurwirbeln allein noch Zeugnis davon ablegt, dass sie einstens nicht so klar als einheitliche Bildungen geprägt wurden. So ist z. B. bei dem Embryo XXXVI 78 von 4 mm Länge nur noch an den unregelmäßigen Bildungen der lateralen Abschnitte und bei dem Ansatz der Seitenplatten eine Spur von dem Zustandekommen dieser größeren Urwirbel zu sehen, und auch am Vorderkopf macht sich durch den Einfluss der Kiemensäcke, welche raumgestaltend wirken, eine Disposition des Mesoderms geltend, welche eben zu

den bisher geltenden VAN WIJHE'schen Auffassungen geführt hat, von den zu Grunde liegenden Zuständen aber immer weniger beibehält. Nur von Somit *t* kann man noch allerhand Compositionsreste erkennen, aber aus diesem Stadium allein würde man nicht entnehmen können, dass es drei primitiven Urwirbeln entspricht. Die Vorniere ist angelegt, man kann also auch von diesem topographisch bestimmten Punkt aus abzählen, dass es sich mit den Occipitalsomiten so verhält, wie die Autoren es verkündet und darauf die heute noch geltenden Lehren gebaut haben.

Aber schon ein zweiter Embryo von 4 mm Länge (XXXVI 34, Taf. 10 Fig. 8—16) stört diese Harmonie, denn er liefert Bilder von der Construction der Somite *x* und *r*, die auf das deutlichste ihren hybriden Ursprung erweisen. Und wiederum sind es die lateralen Abschnitte, welche die Composition erweisen, während die medialen, also die eigentlichen Myotomlamellen, nichts oder nur verschwindend wenig davon merken lassen; wenn also die lateralen Theile zur Cutisbildung aus einander fahren, so hört auch die Möglichkeit des Compositionsnachweises auf, und die älteren Stadien in ihrer reinen Myotombildung verrathen nichts davon. Auf der anderen Seite (Taf. 11 Fig. 1—7) desselben Embryos lassen die Somite *r* und *s* auf Zusammensetzung aus je zwei Primitivsomiten schließen, und wenn *w* und *x* nichts Ähnliches zeigen, so scheint eben die Verschmelzung eine durchgeführtere zu sein, die keine Spuren hinterlassen hat, denn in ihren Größenverhältnissen gleichen sie durchaus *r* und *y*.

Eine andere Variante bietet Embryo XXXVI 81 von 7 mm Länge, bei welchem das Somit *u* seine Composition an den lateralen Abschnitten deutlich macht. Sein Myotom ist einheitlich vorhanden, das ganze Somit aber schon in der Rückbildung begriffen, und von dem vor ihm liegenden Somit *t* sind überhaupt nur noch einige wenige Zellen zu erkennen. Auf der anderen Seite zeigen sich aber wieder große Anomalien, da das Somit *w* in zwei so deutliche, isolirte Somite getrennt ist (Taf. 10 Fig. 7), dass sogar das Ectoderm von dieser Theilung beeinflusst wird und eine Vertiefung zwischen beiden Theilen aufweist, während doch das zugehörige Myotom einheitlich beide Hälften verbindet; *r* zeigt die Verschmelzung viel weniger deutlich, *u* aber hat sich mit dem caudalen Theil von *t* verbunden, das vielleicht durch diese Verbindung noch einen Antheil von Muskelfaserbildung aufweist.

Ich wende mich nun zu Horizontalschnitten.

Gleich der erste Embryo XXXVI 76 von 1,5 mm Länge bestätigt die Resultate, die wir an Sagittalschnitten gewonnen hatten. Wir wissen aus allen früheren Erfahrungen, dass die in der Mitte eines so jungen Embryos gelegenen Somite den späteren Occipitalsomiten *u*, *v*, *w*, *x* entsprechen (weiter als bis *y* resp. 1 und 2 geht die Isolirung der Somite bei diesem Embryo überhaupt noch nicht), und dass jene drei Somite auch auf Horizontalschnitten als die längsten erscheinen. Welches von den vorliegenden nun *u*, welches *v*, welches *w* etc. zu nennen ist, lasse ich dahingestellt, aber keins dieser drei größeren Somite erscheint ohne Verbindung mit einem kleineren, ihm so oder so angefügten Abschnitt des Mesoderms, so dass keins derselben eine reine, klare Hinter- oder Vorderwandung besitzt: bei jedem trifft man auf ein Bruchstück eines kleineren, seinem Vorgänger oder Nachfolger halb verbundenen Somitrestes. Natürlich ändert sich das Bild, das diese intercalirten Stücke auf den auf einander folgenden Schnitten gewähren, aber nur um die Schwierigkeiten der Frage: was gehört zu dem Einen, was zu dem Anderen? zu vergrößern und den Eindruck zu verstärken, dass keine »reinliche« Abgrenzung der Occipitalsomite von Hause aus erfolgt. Und wie wir es auf den Sagittalschnitten erfuhren, so bestätigen auch die Horizontalschnitte, dass beträchtliche Ungleichheit auf beiden Seiten des Embryos an der Tagesordnung ist. Sieht man die Combinationen auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos und stellt sich eine ungestörte Weiterentwicklung vor, so würde man auf beiden Seiten sehr ungleiche Somite *u*, *v* und *w* erhalten, kann aber zugleich erkennen, dass die auch hier auf der medialen Seite vorhandene Ungleichheit doch viel leichter ausgeglichen werden könnte, als die auf der lateralen Seite, auf der die ursprüngliche Gliederung viel weiter durchgeführt wurde. Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Mesodermbildungen des Vorderkopfes auch auf Horizontalschnitten lebhafter an die bei *Torpedo* vorhandene Disposition erinnern, als bei anderen Squaliden: die prootischen Somite haben deutlichere Spuren bei *Scyllium catulus* hinterlassen, als z. B. bei *Scyllium canicula* oder gar, wie wir bald sehen werden, bei *Pristiurus*.

Der nächst kleinste Embryo XXXVI 72 von 2 mm Länge bestätigt die vorstehenden Resultate in bestimmtester Weise. Die Medullarplatten haben sich bereits so weit emporgerichtet, dass nur wenig an der Rohrbildung fehlt. Die großen Occipitalsomite sind wiederum alle durch kleinere Mesodermabschnitte verbunden, die

Ungleichheit auf beiden Seiten ist so groß, dass sogar rechts drei Urwirbel denselben Raum einnehmen, den links nur zwei occupiren, ja man kann fast sagen, die Asymmetrie dieses Embryos sei eine allgemeine. Sie im Detail zu beschreiben, wäre sehr mühselig, und wollte man durch Abbildungen aufklären, so müsste Schnitt für Schnitt dargestellt werden. Auch im Vorderkopf dauert die Asymmetrie fort, aber man erkennt deutlich Überreste richtiger Urwirbel bis in die Gegend der späteren Mandibularhöhle.

Embryo 74, gleichfalls 2 mm lang, mit eben im Schließen begriffenem Medullarrohr, ist zwar vielfach beschädigt, lässt aber doch durchgehends die Bestätigung der bereits beschriebenen Verhältnisse erkennen, so dass man dieselben als typisch für *Scyllium catulus* annehmen darf.

Ein 4 mm langer Embryo XXXVI 77 lässt die ursprüngliche Unregelmäßigkeit der Bildung bei den Occipitalsomiten in den Hintergrund treten. Die großen Urwirbel haben ihre Myotome gebildet, und oberflächlichem Hinsehen würden kaum die letzten Spuren anders gearteter Vorstadien auffallen, so gleichmäßig liegen die Urwirbel zwischen Ohrverdickung und Vorniere da. Wer keine früheren Stadien gesehen, würde sie schwerlich in der Form vermuthen, die wir oben kennen gelernt haben. Aber dass sie nur im individuellen Falle verschwanden, lehrt der folgende Embryo, der freilich bedeutend größer als die bisher beschriebenen ist.

Embryo 24 misst bereits 10 mm Länge, hat vier offene und eine noch geschlossene Kiemenspalte. Die Disposition der Occipitalsomite ist also eine wesentlich bestimmtere und lässt Vergleiche mit den auf ähnlicher Entwicklungshöhe stehenden *Mustelus*- und *Torpedo*-Embryonen auch bezüglich der Innervationsverhältnisse zu. Dabei ergiebt sich das Folgende.

Die Vagusplatte schneidet mit ihrem hinteren Rand nicht irgend einen Theil des Somits *u* ab, wie sie das bei *Mustelus* und *Torpedo* in den meisten — aber nicht allen! — Fällen thut. Ob in jüngeren Stadien des vorliegenden Embryos eine solche Kreuzung des Somits *u* durch die »Commissur« der Vagusplatte bestanden habe, ist nicht mehr zu erweisen. Auf beiden Seiten des Embryos erfolgt aber eine Absonderung des hintersten Stückes der Vagusplatte von dem bei Weitem größeren vorderen: ja, es scheint sich nur um einen »Strang« von Fasern (Accessorius?) zu handeln, welcher vom Rest der Platte abgetheilt wird. Diese Absonderung erfolgt erst auf der Höhe, wo Somit *u* auf Horizontalschnitten in die Erscheinung tritt. Es ergiebt

sich also ein Verhältnis, wie wir es bei *Torpedo ocellata* und *marmorata* fast als Regel kennen gelernt haben. Auch darin gleichen sich die Verhältnisse, dass dieser Strang auf der einen Seite zwischen Ectoderm und Somit *r* gelagert erscheint, während er auf der anderen von *u* begrenzt wird. Hieraus folgt von selbst, dass entweder die Vagusplatten beider Seiten ungleich sind, oder die Somite *u* und *r* eine verschiedene Lagerung haben. Charakteristisch aber bleibt, dass auf beiden Seiten die Vagusplatte durch einen Zwischenraum gespalten ist, und dass die Zellen der Cutislamellen an dieser Stelle den Zusammenhang der Platte durchbrechen.

Somit *u* liegt also auf der rechten Seite neben dem hinteren Theile der Vagusplatte und nimmt den vierten Theil der Gesammtentfernung zwischen dem Hinterstrang des Vagus und dem Glossopharyngeus ein. Es ist eben so groß, wie die sämmtlichen darauf folgenden Occipitalsomite *v*—*x*; in seinen beiden Lamellen ist es aber nur auf den dorsal gelegenen Schnitten von *r* deutlich geschieden; mehr ventralwärts, schon auf der Höhe der Muskelfasern ist eine Trennung nicht mehr zu erkennen, nur die zwiefache Ansammlung von Muskelkernen weist die ursprüngliche Zweiheit auch da nach. Vor ihm liegt eine lange, bis zum Glossopharyngeus und darüber hinaus reichende Mesodermmasse, deren beide Lamellen durch einen vom einen Ende zum anderen gehenden Spalt getrennt sind. Ihr hinterer Theil erscheint auf dorsaler liegenden Schnitten isolirt und durchaus ähnlich den Somiten *u*—*x*; wir werden schwerlich fehl gehen, in ihm das eigentliche Somit *t* zu erkennen. Gehen wir aber mit den Schnitten weiter ventralwärts, so schließt sich dieser hinteren Partie die ganze vordere unmittelbar an, ja, wir erkennen auf einem weiteren Schnitt sogar eine Gliederung auch dieser vorderen Partie in drei kleinere, ziemlich gleich große Abschnitte. Der vorderste umfasst mit concaver Krümmung den Glossopharyngeus und erinnert lebhaft an die ähnliche Umfassung des hinteren Stranges der Vagusplatte durch die Cutislamelle des Somits *r* bei *Torpedo*-Embryonen. Und wenn wir zwischen diesem vordersten, den Glossopharyngeus umfassenden Abschnitt und dem hintersten, den wir als eigentliches Somit *t* auffassen dürfen, noch zwei ähnliche, gleich große, durch einen medianen Zwischenraum in zwei deutliche Lamellen gespaltene Abschnitte finden, welchen zur Urwirbelgestalt nur die Muskelfasern fehlen, so erscheint es nicht fehl gegriffen, wenn wir in dieser ganzen Bildung vier vor *u* gelegene Somitreste erblicken, also die Somite *t*, *s*, *r*, *q*.

Ich habe so lange nur die rechts gelegenen Partien ins Auge gefasst und geschildert; jetzt will ich die linke Seite darstellen, und das ist rasch geschehen. Der wesentlichste Unterschied besteht in der bereits erwähnten, weiter caudalwärts sich findenden Lage des isolirten hinteren Stranges der Vagusplatte, alle übrigen Verhältnisse sind dieselben und zum Theil sogar noch ausgeprägter, wie z. B. die Gestalt des den Glossopharyngeus umgreifenden Abschnittes des Mesoderms, den wir also *q* nennen müssen. Bei *t* sieht man einige schwache Andeutungen von Muskelfasern, *s* und *r* haben davon nichts mehr.

Die vorstehend geschilderten Verhältnisse bestätigen in sehr auffallender Weise, was ich schon von den jüngeren Stadien von *Scyllium catulus* hervorhob: dass sie sich am nächsten von allen mir bekannten Squaliden an die Gliederung des Occipitalmesoderms von *Torpedo* anschließen. Und da sich auch aus der nur beiläufig erwähnten Disposition des Vorderkopfmesoderms ähnliche Beziehungen ergaben, so fallen diese Angaben schwer ins Gewicht bei der Erörterung der von Anderen aufgeworfenen Frage, ob es zwei verschiedene Typen von Mesodermgliederung bei den Selachiern gäbe, den der Squaliden und den der Batoiden (*Torpedo*). Es giebt sicherlich nicht zwei verschiedene Typen, sondern nur unvollkommene Ausbildungen eines einzigen Typus; weiter gespannter Untersuchung gelingt es unschwer, diese anscheinende Verschiedenheit als ein Trugbild zu entlarven und alle darauf basirten Schlussfolgerungen als unbegründete zurückzuweisen. Das wird weiter unten ausführlich geschehen.

Hier möchte ich noch ein paar Angaben über die Innervation der Occipitalsomite bei *Scyllium catulus* anfügen.

Auf der rechten Seite des Embryos 24 findet sich zwischen den Somiten *r* und *w* der Rest eines Spinalganglions — oder wenn man lieber will, der Rest eines ventralen Auswuchses der Ganglienleiste — dagegen keine Spur für *u* oder *t*, eben so wenig für *x*, aber ein sehr deutliches Ganglion für *y* und natürlich *z*. Der Auswuchs zwischen *r* und *w*, mit größerer Zugehörigkeit zu *w*, reicht durch sieben Schnitte hindurch, während der beträchtlich umfangreichere für *y* noch zwei Schnitte weiter zu sehen ist.

Auf der linken Seite erscheinen Auswüchse für *r*, *w*, *x*, *y* und *z*; sie reichen ziemlich gleichmäßig durch drei bis vier Schnitte, dann beginnen sie ungleichmäßig zu werden, und *r* hört zuerst auf, während *w*, *x*, *y* noch länger bestehen; aber am zehnten Schnitt

unterhalb der Ganglienleiste ist von ihnen allen keine Spur mehr übrig, nur *x* bleibt erhalten.

Bezüglich der ventralen Nerven findet man, dass rechts *w*, *x*, *y*, *z* etc. damit regelrecht versehen sind, für *v* habe ich keine Wurzel aufgefunden, muss aber erwähnen, dass eine schmale zweite Wurzel auf der Grenze zwischen *v* und *w* caudalwärts sich richtet und nicht weit von der echten *w*-Wurzel in dasselbe Myotom eintritt. Links findet man auch eine Wurzel für *v* und alle Wurzeln für *w*—*z*, dagegen keine für *u* und *t*.

Dass diesen Vorkommnissen keine tiefere Bedeutung zukommt, lehren andere Embryonen, bei denen Ganglienreste für *w* bis *z* auf beiden Seiten in noch viel späteren Stadien angetroffen werden, eben so wie ziemlich kräftige ventrale Nerven für *v* auf beiden Seiten bestehen.

II. *Pristiurus melanostomus.*

Es ist nicht zufällig, dass *Pristiurus* von mir als letzter der untersuchten Selachier beschrieben wird. Keiner der übrigen, von mir behandelten ist so variabel und zugleich so widerspruchsvoll, wie *Pristiurus*. Man möchte es fast als eine Art Verhängnis betrachten, dass *Pristiurus* in Neapel der häufigste Selachier ist, so dass von den Zeiten der Balfour'schen Untersuchungen an die meisten grundlegenden Arbeiten an *Pristiurus* gemacht wurden. Die Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Pristiurus* macht es fast unmöglich, eine richtige Auffassung der ursprünglichen, den ontogenetisch beobachtbaren Erscheinungen zu Grunde liegenden Verhältnissen zu erschließen; wäre nicht *Torpedo* vorhanden, und die vielen Variationen bei *Scyllium* und *Mustelus* ans Licht getreten, so würde es schwerlich gelingen, in überzeugender Weise auch den Thatbestand bei *Pristiurus* auf die richtigen Grundlagen zurückzuführen. Ich beginne wiederum mit Sagittalschnitten.

Als ersten Embryo will ich XV 715 beschreiben, dessen Länge 1.5 mm beträgt. Betrachtet man diesen Embryo mit den Erwartungen und Vorurtheilen, die man an den übrigen Selachiern gewonnen hat, so glaubt man, eine Monstrosität vor sich zu haben, so wenig gleicht er jenen. Die Medullarplatten sind noch völlig offen, die Chorda durchzieht von vorn nach hinten den Körper. Über ihr, auf der hinteren Hälfte, erkennt man einige Abtheilungen, welche als Somite anzusehen sind, aber sowohl in ihrer äußeren

Gestalt, als auch in der Gruppirung ihrer Zellen machen sie einen ganz ungeordneten Eindruck. Wenn man sich vorstellt, dass auf eine bewegliche Tischplatte kleine Plättchen in viereckiger Form so gelegt würden, dass je 20 die vier Wandungen eines quergeschnittenen Urwirbels darstellten, und dass etwa 20—25 solcher Quadrate neben einander lägen, dann aber ein leichter Stoß gegen die Tischplatte erfolgte, so würden diese Plättchen alle aus ihrer regelmäßigen Lage gerathen, und von geordneten Quadraten würde nicht nur nichts übrig bleiben, sondern man würde wohl nur auf den Einfall gerathen, dass die Plättchen mal in einer regelmäßigen Ordnung gelegen hätten, weil hier und da die Verschiebung die Quadrate nicht ganz vernichtet hatte: ähnlich erscheint die Disposition der Mesodermzellen und ihre Zusammenfügung bei jüngsten *Pristiurus*-Embryonen. Die vorhandenen Somite der hinteren Körperhälfte haben keine einzige gerade Seite, ihre Winkel sind abgerundet, ausgezogen, abgestumpft; die Zellen, aus denen sie bestehen, sind so unregelmäßig gelagert, dass man kaum im Stande ist, zu sagen, welche dorsal oder ventral, welche caudal oder frontal liegen, nur an einigen erkennt man die normale, radienartige Disposition der Zellen um einen gemeinsamen, als Mittelpunkt fungirenden Hohlraum, die Urwirbelhöhle. Ein gerader Contour gegen die Chorda fehlt, eben so gegen die Medullarplatten, und nach den Seiten herrscht ein völliges Chaos in der Disposition der Mesodermzellen.

Ganz besonders ist dieser Mangel irgend welcher symmetrischen Anordnung an der vorderen Körperhälfte wahrzunehmen — und wenn es bisher Regel war, dass die am klarsten geschiedenen und am frühesten definirten Urwirbel sich auf der Mitte des Embryonalkörpers fanden — die nachherigen Occipitalsomite — so weicht der vorliegende Embryo auch von dieser Regel ab, denn in der Mitte des Körpers findet sich eine fast ungeformte Masse, in der irgend eine bestimmte Lagerung ihrer Zellen nicht ersichtlich wird; und je weiter man nach vorn geht, um so weniger wird man von geordneter Lagerung etwas wahrnehmen. Es herrscht Chaos.

Einen wesentlich anderen Eindruck macht der nächste Embryo XXXIV 897, der kaum länger als der vorige ist, aber bereits den Anfang der Rohrbildung am hinteren Ende der Medullarplatten erkennen lässt. Ich würde, wären die Somite weniger nahe an einander gelagert und besonders in der Occipitalgegend mehr in der Größe unterschieden, diesen Embryo für einen *Mustelus*-Embryo

halten. Man zählt 11—12 deutliche, ziemlich regelmäßig gelagerte und mit typischer Zellanordnung versehene Somite, deren vorderste, in der Occipitalgegend befindliche etwas größer, als die hinteren sind. Andeutungen von unvollkommener Theilung oder von Verschmelzung sind nicht wahrzunehmen, nach dem Vorderkopf zu hört die Abgliederung der Urwirbel aber auf, und die ganze vordere Mesodermpartie erscheint einheitlich; ein Längsspalt macht sich kaum in der Gegend der späteren Mandibularhöhle bemerkbar. Wer freilich leise Andeutungen aufzufassen versteht, der wird gerade in der Gegend der Mandibularhöhle die Bildung ganz leicht gerundeter Bögen erkennen, welche auf der dorsalen und ventralen Wandung diesen Längsspalt in drei kaum wahrnehmbar abgetheilte Hohlräume theilen. Die dorsale Grenzlinie des Mesoderms ist vorn eine ungebrochene, auf der hinteren Hälfte ist sie durch die Einbuchtungen unterbrochen, welche zwischen den einzelnen Somiten bestehen. Freilich darf man nicht vergessen, dass die Zwischenräume, welche zwischen Mesoderm, Ectoderm und Entoderm wahrnehmbar werden, nur durch die Conservirung hervorgerufen werden, wie denn auch an den schrägen, halb seitlichen, halb dorsalen Contouren des Entoderms deutlich die concaven Eindrücke der Somite sichtbar sind.

Ein Embryo von 1,8 mm Länge (XXXIV 771) zeigt das Medullarrohr fast geschlossen, nur am Vorderkopf stehen die Kopfplatten noch aus einander. Die Somite sind ausnahmsweise ziemlich gleichmäßig, die der Occipitalgegend um Weniges größer, als die am Rumpf. Interessant aber ist, dass die ganze Vorderkopfpartie des Mesoderms eine Disposition ihrer dorso-medialen Theile aufweist, welche durchaus den Eindruck einer Cryptometamerisation macht — freilich nur für das Auge dessen, der durch vergleichende Betrachtung dieser Verhältnisse sie verstehen gelernt hat. Waren schon die Anläufe zur Somitbildung des Vorderkopfes bei *Scyllium catulus* nur verständlich auf Grund der Kenntnis der Verhältnisse bei *Torpedo*, so sind die noch um Vieles geringfügigeren Andeutungen bei *Pristiurus* nur in ähnlicher Weise aufzufassen, wenn man sich die Bildungen bei *Scyllium* noch weiter gehemmt und reducirt denkt. Zwingen wird man Niemand können, die Disposition des Vorderkopfmesoderms als den Rest einer bestimmten Somitbildung anzuerkennen, aber die Übersicht über ein breites Material thatsächlicher Befunde wird unbefangene Beobachter auch hier überzeugen.

An dem 2 mm langen Embryo XXXIV 906 ist das Medullar-

rohr bereits geschlossen, der Spritzlochsack eben im Begriff, sich vom Entoderm auszustülpen. Einige 20 kleine, sehr unregelmäßig gestaltete Somite, deren Grenzen gegen einander sehr unbestimmt sind, erstrecken sich bis in die Gegend der späteren, aber noch nicht angelegten Ohrblase. Sogenannte große Occipitalsomite sind nicht angelegt, die sechs oder sieben vordersten Somite sind auf der einen Seite ungleich groß, Spuren der Verschmelzung sind nicht nachweisbar. Das Mesoderm des Vorderkopfes ist gleichfalls sehr unregelmäßig geformt, irgend welche bestimmte Gestaltung ist nicht zu erkennen. Ein durchgehender Längsspalt ist nicht vorhanden, aber die Wandungen der späteren Mandibularhöhle sind durch ein nicht unbeträchtliches Lumen an verschiedenen Stellen getrennt. Auf der anderen Seite sind Andeutungen von längeren vorderen Occipitalsomiten gegeben, auch finden sich an ihnen deutliche Urwirbelhöhlen, die auf der gegenüberliegenden Seite fehlen.

Der um Weniges fortgeschrittene Embryo XXXIV 904 zeigt recht klare und normale Verhältnisse. Der Hyoidsack ist im Beginn seiner Anlage, und von seiner Kuppe gehen caudalwärts sechs ziemlich gleich große Occipitalsomite mit regulärer Urwirbelhöhle und gleichmäßig geordneten Wandungszellen ab; auf diese sechs folgen einige 20 einfache Rumpfurwirbel. Vor dem ersten der sechs Occipitalurwirbel liegt eine unregelmäßig gestaltete Mesodermmasse, an der auch der beste Wille kaum etwas wie Somitbildung wahrnehmen könnte. Nach vorn spaltet sich das Mesoderm bis in die Region der Mandibularhöhle hinein, aber von einer vorhanden gewesenen Eintheilung in regelmäßige Abschnitte ist nichts zu erkennen. Auf der anderen Seite sieht man zum ersten Male die Andeutungen der großen Occipitalsomite, welche als typisch bisher in allen Darstellungen von *Pristiurus* angenommen wurden. Sie liegen um den eben im Entstehen begriffenen Hyoidsack herum, und nur durch die Disposition der Zellkerne tritt die Dreitheilung hervor, nicht durch Zwischenräume oder Einkerbungen der dorsalen Begrenzungslinie. Nach vorn sind auch auf dieser Seite keine bestimmten Gliederungen deutlich, nur die Mandibularhöhle zeigt eine Spaltung in zwei ziemlich gleiche Abschnitte.

Embryo XV 695 von 2,1 mm Länge giebt ein wesentlich bestimmteres Bild. Die Ohrblase ist als eine halbkuglige Vertiefung differenzirt, außer dem Hyoidsack ist auch schon in leiser Andeutung der dritte Kiemensack in Anlage begriffen. Die vor-

handenen Somite haben nicht nur alle deutliche Urwirbelhöhlen und klare bestimmte Begrenzung, sondern die Zellen der medialen Lamellen fangen an, sich zu strecken und Muskelfasern zu bilden. Die Occipitalsomite entsprechen im Allgemeinen der herkömmlichen Formel: sie werden von hinten nach vorn fortschreitend größer; wenn auch nicht jeder folgende größer als sein Vorgänger ist, so sind doch alle größer als die Rumpfsomite. Besonders groß aber ist das Somit, welches etwa auf der Höhe des angelegten dritten Kiemensackes sich findet, und dem der Buchstabe *u* zukommen dürfte, wenn auch noch keine Vagusfasern die Bestimmung erleichtern. Es ist wohl um $^1/_4$ größer, als seine caudalwärts gelegenen Nachfolger, und seine Urwirbelhöhle ist bedeutend breiter, als die der anderen. Vor ihm liegt ein anderes Somit, dessen Vorderrand an den Rand des Hyoidsackes anstößt; es ist etwas kleiner als *u*, aber nicht kleiner als *t* und *w*, und nach vorn schließt es sich an eine niedrigere, undeutlich, wenn überhaupt, gegliederte Partie an, welche über dem Hyoidsack liegt, von der Urwirbelnatur aber noch die bestimmt gelagerten dorsalen und ventralen Zellen und Zellkerne beibehalten hat. Vor dieser Partie liegt ein Abschnitt des Mesoderms, der, von den Autoren bisher als die dritte Kopfhöhle beschrieben, noch eine Zusammensetzung aus zwei bis drei urwirbelartigen Bezirken verräth und seinerseits an die bereits mit großer Höhle versehene Mandibularhöhle grenzt, auf der Grenze aber nochmals eine Erweiterung erfährt, die schwerlich etwas Anderes, als den letzten Rest eines Urwirbels darstellt. Die Mandibularhöhle ihrerseits zeigt an ihrer dorsalen Wandung eine unbestimmte Viertheilung; und jeder dieser vier Abschnitte ist breit genug, um ein Rumpfsomit aus ihm zu machen. Auf der anderen Seite ist die Theilung der Mandibularhöhle noch um Vieles ausgeprägter, eben so erscheint der Mesodermabschnitt über dem Spritzlochsack noch deutlicher segmentirt, während die über dem Hyoidsack lagernde Zellmasse mit dem hinter ihm folgenden großen Somit *t* als ein zusammenhängendes Gebilde erscheint, dessen dorsaler Rand keine Einkerbungen aufweist und in seiner ungetheilten Länge fast dem der Mandibularhöhle gleich kommt. Somit *u* ist eben so groß, wie sein Kamerad auf der anderen Seite; der Rest der Somite bietet nichts Erwähnenswerthes.

Ganz ähnlich, nur in manchen Zügen noch ausgeprägter, stellen sich die Verhältnisse des Embryos XV 714 dar. Seine Länge beträgt 2,4 mm, seine Ausbildungshöhe ist dieselbe wie bei dem vorher-

gehenden, eher noch etwas vorgeschrittener, da der dritte Kiemensack schon klarer definirt ist. Als Hauptunterschied möchte ich hervorheben, dass Somit *t* bedeutend größer als Somit *u* ist, was bei dem vorigen Embryo umgekehrt war. Beide umfassen dorsal und von vorn und hinten den in der Entfaltung begriffenen dritten Kiemensack. Dagegen ist wiederum die Mesodermmasse über dem Hyoidsack weniger eng mit Somit *t* verbunden; eine deutliche Trennungsfurche besteht zwischen beiden, die freilich nur lateral vorhanden ist, während medial und dorsal vom Ende des Somits *t* angefangen eine ununterbrochene, nur durch einige unregelmäßige Hebungen und Senkungen gekennzeichnete Linie bis zur Kuppe des Spritzlochsackes führt, wo zuerst auch eine Längsspalte in dieser langen Mesodermmasse auftritt. Von der Kuppe des Spritzlochsackes frontalwärts geht dieser Längsspalt in die Mandibularhöhle über, deren dorsale Wandung wiederum eine prägnante Viertheilung erfährt; der Ausdruck dieser Theilung ist aber nicht durch Continuitätstrennungen, sondern nur durch bogenförmige Abschnitte gegeben, von denen jeder etwa die Länge eines normalen Rumpfsomites erreicht.

Auf der anderen Seite ist als wesentlichster Unterschied die Gliederung der vor dem Somit *t* gelegenen Mesodermmasse in zwei ziemlich gleich große Abschnitte und die verhältnismäßig geringe Ausdehnung des Somits *u* hervorzuheben.

Der Embryo XV 651 von 2,6 mm Länge ist einer der wenigen *Pristiurus*-Embryonen, welche noch eine deutliche Spur unvollkommener Theilung eines der großen Occipitalsomite erkennen lassen, und da auch sonst die Mesodermverhältnisse dieses Embryos mancherlei Abweichungen aufweisen, so will ich sie beschreiben.

Der Embryo ist noch nicht ganz so weit entwickelt, wie seine beiden Vorgänger; aber durch die Lagerungsbeziehungen zum Hyoidsack ist es doch möglich, die deutlich contourirten Occipitalsomite mit den ihnen nach FÜRBRINGER-BRAUS'scher Terminologie zukommenden Buchstaben zu bezeichnen. Es finden sich drei sehr große Somite hinter dem Hyoidsack (Taf. 12 Fig. 2): man wird nicht irren, wenn man sie *t*, *u* und *v* benennt. Vor *t* liegt ein wesentlich niedrigerer Mesodermabschnitt, der keine Theilungen erkennen lässt und bis an die Mandibularhöhle vordringt, dort aber eine urwirbelartige Abtheilung bildet, ehe er in eine zweite ähnliche übergeht, welche ihrerseits in die Mandibularhöhle führt, deren dorsale Wandung ganz glatt verläuft. An den drei großen Somiten ist keine Verschmelzung

zu erkennen. Anders auf der anderen Seite. Die urwirbelartigen Reste an der Mandibularhöhle sind um Vieles prägnanter, auch die Partie über dem Spritzlochsack zeigt sich aus ziemlich deutlichen Resten dreier Urwirbel aufgebaut, und über dem Hyoidsack liegt eine dicht zusammengedrängte Masse, welche mit *t* eng verbunden erscheint. Dann folgt ein großes Somit *u* und ein noch größeres *r*, an welchem man eine noch gut erhaltene Spur von Verschmelzung aus einem vorderen kleineren und hinteren größeren Abschnitt erkennen kann; auf der lateralen Seite ist sie durch eine flache dorsoventrale Furche angedeutet, und dorsal sieht man eine entsprechende Einkerbung, die bis auf die mediale Lamelle übergreift; auch die Urwirbelhöhle zeigt die übliche Bisquitform, die durch die Einschnürung der Wände hervorgebracht wird. Wer nicht auf diese Symptome zu achten gelernt hat, würde wahrscheinlich sie auch hier übersehen — aber für mich sind sie nicht leicht misszuverstehen.

An dem Embryo XV 704, welcher bereits 3 mm lang ist, drei beinah zum Durchbruch gelangte Kiemensäcke besitzt, und dessen Vagusplatte schon angelegt ist, begegnet man einer weitgreifenden Verschmelzung vorderer Rumpfsomite, welche ein vortreffliches Paradigma für die Occipitalsomite abgeben. Gerade die auf *x* folgenden Somite zeigen die Verschmelzung an ihrer dorsalen Hälfte, während sie ventral auf das deutlichste getrennt sind und sogar noch an den zur Muskelfaserbildung vorgedrungenen medialen Lamellen durch die Gruppirung der Muskelkerne ihre Zweiheit resp. ihre Composition erkennen lassen. Auf der dorsalen Hälfte erscheinen sie so groß, wie die Occipitalsomite; in der That ist aber die vordere Abtheilung sowohl des ersten als des dritten Rumpfsomites bedeutend schmaler als die normalen Rumpfsomite, und lateral ist besonders das dritte deutlich gespalten und zeigt seine Composition in klarster Weise.

Von den Occipitalsomiten zeichnet sich *r* durch besondere Größe aus, *u* ist etwas kleiner, und *t* steht mit dem gesammten Mesoderm des Vorderkopfes in ununterbrochenem Zusammenhange, so dass seine Urwirbelhöhle sich in den Längsspalt fortsetzt, der bis an die Mandibularhöhle sich nach vorn erstreckt, ohne auf diesem Wege durch irgend welche Querwände völlig unterbrochen zu werden. Allerdings sind, besonders über dem Spritzlochsack, Querwände vorhanden, aber sie gehen nicht durch, sondern bilden nur einzelne sackförmige Abtheilungen des ganzen Hohlraums — Abtheilungen, die eben offenbar

die letzten Reste primitiver Segmentation darstellen. Die von den Autoren angenommene Theilung des Vorderkopfmesoderms in die üblichen Prämandibular- und Mandibularhöhlen, Somit III, IV und V VAN WIJHE's sind eben spätere, secundäre Abtheilungen, welche auf den Einfluss der jetzigen Kiemenspalten- und Mundbildung zurückzuführen sind und nichts mit der primitiven Segmentation des Kopfes zu thun haben.

Um die Variabilität dieser Verhältnisse bei *Pristiurus* in das volle Licht zu rücken, will ich nun noch den Embryo XV 708 (Taf. 12 Fig. 3) beschreiben. Er misst 3,2 mm Länge, drei Kiemensäcke sind vorhanden, die Vagusplatte ist aber noch nicht gebildet. Von großen Occipitalsomiten ist keine Spur vorhanden, nur auf der einen Seite ist der dritte Kiemensack von caudaler und dorsaler Seite her durch ein größeres Somit umfasst, das aber auch nicht ohne Spuren von Verschmelzung ist. Alle übrigen Theile des Vorderkopf- und Occipitalmesoderms lassen deutlich eine große Zahl kleinerer Somite erkennen, welche den Rumpfsomiten an Länge ziemlich gleich sind. Über dem dritten Kiemensack nach vorn bis vor dem Hyoidsack kann man fünf solcher kleinerer somitartiger Abschnitte unterscheiden, die ungleich groß, alle mit einander verbunden bleiben, aber durch die Gruppirung ihrer Kerne und leichte Einbuchtungen an der dorsalen Wandung diese Composition erkennen lassen. Die Mandibularhöhle ist kleiner, dafür aber der Abschnitt des Mesoderms über dem Spritzlochsack länger als sonst, so dass man den Eindruck erhält, er sei auf Kosten der Mandibularhöhle verlängert — was in der That oft genug vorkommt, wie wir später auch bei anderen Selachiern sehen werden. Hinter dem dritten Kiemensack finden sich nur Somite von der Größe der normalen Rumpfsomite, keine Spur von Verschmelzung oder gar unverschmolzener großer Somite — ja eins der vordersten Rumpfsomite ist sogar größer, als die vor ihm liegenden Occipitalsomite.

Auf der anderen Seite ist die Mandibularhöhle gleichfalls kleiner als sonst, ihr hinterer Theil geht aber in urwirbelartige, unregelmäßig gestaltete Abschnitte über, deren Lumen mit dem der Mandibularhöhle in Zusammenhang bleibt. Daran schließen sich drei ähnliche unregelmäßige Anschwellungen des über dem Spritzlochsack befindlichen Mesoderms, und eben so ist das ganze Mesoderm bis hinter den dritten Kiemensack in undefinirbar unregelmäßige Bildungen getheilt, die alle ohne Lumen, also auch ohne jede Spur jenes Längsspaltes da liegen, den wir so oft und noch an dem vorigen Embryo

sahen. Wahrscheinlich wäre er in einem späteren Stadium noch aufgetreten. Von großen Somiten keine Spur: ein einziges, das den Versuch zur Verschmelzung zu machen scheint, liegt hinter dem dritten Kiemensack, lässt aber auf das unzweifelhafteste seine Composition erkennen. Die darauf folgenden Somite sind sämmtlich kleine Rumpfwirbel, deren zwei sogar wie bei dem Embryo 701 verschmolzen sind.

Die vorstehend dargestellten Varianten ließen sich noch vergrößern (vgl. XV 658, Taf. 12 Fig. 4), so mannigfaltig sind die Erscheinungen der Gliederung des Kopfmesoderms bei *Pristiurus*, seit die primitive Anlage der kleinen Somite unterdrückt. und die Metamerisation des vorderen Körpertheils der Wirbelthiervorfahren durch die größten morphologischen Umwandlungen völlig verwischt wurde; aber ich verzichte darauf, an dieser Stelle noch weitere Beweise seiner proteusartigen Wandelbarkeit zu geben. Wir werden später bei der Darstellung der Verhältnisse des Vorderkopfes darauf zurückkommen. Jetzt wende ich mich zur Darstellung dessen, was wir aus horizontalen Schnitten lernen können.

Mir liegen eine große Reihe von Schnitten aller Altersstufen vor, von 1 mm Länge angefangen. Die Vergleichung mit *Torpedo*, *Mustelus*, *Scyllium* ergiebt auch für die Horizontalschnitte dasselbe Resultat: unklarer, verwischter, unregelmäßiger als bei allen übrigen Selachiern sind die Mesodermverhältnisse bei *Pristiurus*. Handle es sich um den Vorderkopf, um die Occipitalgegend oder um die Rumpfsomite — alle drei Kategorien lassen im Vergleich zu den früher gewonnenen Einsichten und Ergebnissen sehr unbestimmte Eindrücke zurück.

Der jüngste Embryo XXXIV 971 zeigt die Medullarplatten noch völlig offen, die Kopflappen liegen breit da, ihr Gesammtdurchmesser ist beinah halb so groß, wie die Länge des Körpers. Das Mesoderm fließt vorn mit der Chorda und der dorsalen Entodermwandung in solcher Weise zusammen, dass auch keine Spur eines Unterschiedes der drei Bildungen zu erkennen ist, und das Entodermlumen eben so gut ein Mesodermlumen genannt werden könnte. Die Mesodermplatten sind bis an das Hinterende von der Chorda abgetrennt und liegen jederseits in breiten Bändern neben ihr — und doch erkennt man nur am Hinterende einige wenige (3—4) Furchen, welche aus dieser Masse ein Paar Somite so weit isoliren, dass man sie als solche deutlich erkennen kann. Der Raum, den diese hintersten Somite einnehmen, beträgt noch nicht den vierten Theil der Gesammt-

länge der Mesodermbänder — mehr als drei Viertel liegen also vor ihnen. Wie verhalten sie sich zur Metamerisation? Wir sahen bisher an allen Selachiern, dass die ersten, deutlich wahrnehmbaren Somite in der Mitte, nicht am Ende des Embryonalkörpers lagen, und dass die Somitbildung von da nach beiden Seiten, d. h. frontalwärts und caudalwärts fortschritt. Auf welchen morphologischen oder mechanischen Basen diese, gewiss nicht zufällige, Disposition beruht, mag einstweilen dahingestellt bleiben — jedenfalls aber ist es ein bemerkenswerther Umstand, dass auch von dieser Regel bei *Pristiurus* abgewichen wird. Nicht nur das Vorderkopfmesoderm, sondern auch die Occipitalregion zeigt sich so eng zusammengedrängt, dass keine trennende Furche in ihnen deutliche Urwirbel isolirt. Und dennoch erkennt man bei ausreichender Vergrößerung, dass die ganze Masse bis beinah an die Mitte der Kopflappen eine Cryptometamerisation erlitten hat, in derselben Weise, wie sie bei den übrigen Selachiern am Vorderkopf zu erkennen ist. Dies lehrt die Lagerung der Zellkerne, welche dicht an einander liegen auf dem medialen Rand des Mesoderms, überall da aber, wo eigentlich eine Furche zwei Somite trennen sollte, auch in das Innere des Mesoderms sich lagern, aber nur auf kurze Strecke, etwa 2—3 Zellen weit. Auch diese Disposition der Kerne ist nicht regelmäßig — manchmal fällt sie aus, oder sind die Abschnitte ungleich lang, die von ihnen abgetheilt werden. Wer auf diese Lagerung der Kerne nicht achtet, wird von einer Cryptometamerisation in diesen jüngsten Stadien nichts gewahr werden.

Wollte man nun aber die Zahl der Cryptosomite berechnen, die in einem Embryo von 1 mm Länge sich vorfinden, so müsste man, da die 3—4 deutlich abgegrenzten Somite nur das hintere Fünftel der Körperlänge einnehmen, diese Zahlen mit 5 multiplicieren, käme also auf 10—15. Zählt man nun annähernd die Cryptosomite vor den deutlich begrenzten, so kann man bis auf die Mitte der Kopfplatten wohl eine solche Ziffer herausrechnen.

An dem 1 mm langen Embryo XXXIV 977 ist die hintere Hälfte der Mesodermbänder segmentirt, aber die Somite sind so unregelmäßig in Größe und Gestalt und so nah an einander gedrängt, dass man sie kaum zählen oder auf ihre genauere Beschaffenheit prüfen kann. Die vordere Hälfte der Mesodermbänder zeigt auch nicht den leisesten Anflug einer Segmentation, wohl aber die Lagerung der Zellen an dem medialen Rande ganz in der Weise, welche der Urwirbelbildung voranzugehen pflegt.

Genau eben so steht es mit dem Embryo 974, der auch 1 mm lang ist. Man sieht, dass die hintere Körperhälfte in Somite gegliedert ist, oder richtiger, dass die Somitbildung durch allerhand Zelldispositionen sich verräth, aber auch hier ist Alles zu dicht und zu regellos, als dass man nähere Angaben machen könnte. An der vorderen Körperhälfte keine Spur einer Gliederung!

Bei dem um Weniges größeren Embryo 972 — er misst 1.3 mm — sind die Somite der hinteren Körperhälfte wesentlich deutlicher und auch etwas regelmäßiger gelagert. Leider sind die Schnitte etwas durch einander geschoben und partiell zerstört, so dass ein genaues Bild nicht zu gewinnen ist. Vorn ist keine Gliederung zu sehen, nur kann man hier und da den medialen Rand in kleine Bogenabtheilungen umgewandelt sehen, deren jede wahrscheinlich einem Somit entspricht. Diese Bögen zeigen 4—5 Zellen, welche wie alle Embryonalzellen von *Pristiurus* neben ihren stark gefärbten Kernen und dem gleichmäßig matt gefärbten Plasma noch eine Menge gleichfalls stark gefärbter Dottertröpfchen enthalten, welche dazu beitragen, die Zellgrenzen zu verwischen.

Bei Embryonen von 1,5 mm Länge tritt schon ein klareres Bild auf. Embryo 973 lässt an der hinteren Körperhälfte beiderseits 10—12 Somite gut erkennen — zugleich aber liefert er auch einen weiteren Beweis der Unregelmäßigkeit ihrer Gestalt. Man kann jetzt sehr deutlich sehen, dass kein einziges Somit von seinem Nachbar durch eine gerade Furche oder Trennungslinie abgegrenzt wird, dass kaum eins von ihnen genau so lang ist, wie das andere, ja dass mehrere doppelt so groß resp. doppelt so klein sind wie andere. Auch hängen mehrere von ihnen in unregelmäßiger Weise mit ihren Nachbarn zusammen. Vorn ist nur eine dicht gedrängte Zellmasse ohne Gliederung zu sehen, welche bis über die Hälfte des Körpers hinübergreift; an dem vordersten Ende, wo später die Mandibularhöhle auftritt, ist bereits eine kleine Höhlung zu bemerken.

Bei gleicher Länge zeigt Embryo 975 doch einen Fortschritt gegen den vorigen, in so fern die Segmentirung über die Mitte des Körpers auf den Occipitaltheil übergreift. Freilich ist sie sehr unbestimmt und lässt sich kaum mit den bei *Mustelus* oder *Torpedo*, auch nicht bei *Scyllium* vorhandenen Verhältnissen vergleichen. Es scheinen drei etwas längere Somite vor und in der Mitte des Körpers aus dem bisher ungegliederten oder vielmehr crypto-segmentirten vorderen Mesoderm abgetheilt zu werden. Sie machen den Eindruck, länger zu sein, als die Somite der hinteren Hälfte dieses

Embryos — aber wie weit sie componirt oder unvollkommen getheilt sind, lässt sich gar nicht beurtheilen. Da an diesem Embryo schon Andeutungen der Spritzloch- und Hyoidsackbildungen vorliegen, so scheint in dieser Abgrenzung der Occipitalsomite ein Vorgang zu liegen, der nicht der primitivsten sondern bereits abgeleiteteren Segmentirung zuzurechnen ist, auf welche umgestaltende Factoren Einfluss gewonnen haben.

Damit aber die Proteus-Natur des *Pristiurus* von Neuem zur Geltung komme, will ich nun den Embryo 976 von gleichfalls 1,5 mm Länge beschreiben. Das Medullarrohr ist an einigen Stellen eben im Verschluss begriffen, merkwürdiger Weise aber in der Gegend des vorderen Neuroporus schon geschlossen, während sonst der Verschluss an dieser Stelle zuletzt erfolgt. Weder ist der Spritzlochsack noch der Hyoidsack anders als nur in leichten Wölbungen der Entodermwandung wahrzunehmen — dennoch aber gewähren die beiderseitigen Mesodermbänder den Eindruck einer ziemlich deutlichen Metamerisation, die sich sogar bis in die vordersten Theile, d. h. die bereits in Anlage begriffene Mandibularhöhle, in Andeutungen verfolgen lässt. Dabei zeigen sich in der eigentlichen Occipitalgegend etwas größere Abtheilungen, im Ganzen aber sind Kopf- und Rumpfsomite nicht wesentlich von einander unterschieden.

Ich brauche nicht zu wiederholen, dass auch dieser Embryo an Deutlichkeit der Metamerisation keinen Vergleich mit den *Torpedines* aushält, besonders nicht betreffs der Vorderkopfsomite — aber gegenüber den meisten anderen *Pristiurus*-Embryonen beweist er, dass deren Undeutlichkeit nicht ursprünglich, sondern abgeleitet ist, und dass die vordere Körperhälfte durch Verwischen und Vernichten ihrer primitivsten Gliederung zu jenen Auffassungen verleitet hat, welche in der Litteratur existiren und in mehr oder weniger directer Abhängigkeit von den traditionellen vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten erwachsen sind. —

So weit hatte ich die vorliegende Arbeit gefördert und die Ausarbeitung des Manuscriptes gebracht, als ich, bemüht immer breitere thatsächliche Basen für meine Auffassungen zu gewinnen resp. sie an denselben zu prüfen, neben einer Reihe anderer *Pristiurus*-Embryonen auch zwei ganz kleine in Horizontalschnitte zerlegen ließ und das Folgende an ihnen beobachten konnte.

Beide Embryonen XXXIV 980 und 981 sind um etwas jünger, als der jüngste von den hier bisher beschriebenen, denn sie haben noch nicht die volle Größe eines Millimeters erreicht, sind vielmehr

0,8 mm lang (Taf. 12 Fig. 1). Sie erscheinen um so breiter, zudem sind die Kopflappen ganz flach ausgebreitet, und keine Spur einer Erhebung des Randes der Medullarplatte ist vorhanden. Dagegen ist die Chorda bis über die Mitte hinaus, von hinten her betrachtet, entwickelt, aber offenbar noch innig mit dem Entoderm verbunden; am Vorderkopf ist sie noch völlig im Gewebe desselben enthalten. Neben ihr liegen die breiten Mesodermbänder, nach vorn zu etwas ausgebreitet, wie es die Kopflappen ermöglichen.

Es zeigt sich nun, dass in diesem frühen Stadium das Mesoderm regelmäßig segmentirt ist. Man kann mit ziemlicher Sicherheit zwölf bis dreizehn Somite zählen, deren vorderstes bis in den Anfang der Kopflappen hineinreicht. Es zeigt sich aber eben so klar, dass die Disposition der einzelnen Zellen, welche die Somite aufbauen, eine durchaus unregelmäßige ist und nur hier und da mit der Disposition verglichen werden kann, die bei anderen Selachiern, besonders bei *Torpedo* besteht. Nur an wenigen Somiten trifft man auf eine Anordnung der Zellen, die, um eine gemeinsame Höhle radiär gruppirt, ihre Spitzen nach innen und ihre breiteren Basen nach außen kehren und dort zugleich die Kerne aufweisen. Solche Bilder zeigen sich bei den vorliegenden Embryonen, aber nur in einigen Somiten. Bei den meisten ist diese Anordnung der Zellen gestört, und eine Anzahl von Kernen findet sich mitten im Inneren des Urwirbels, die Lagerung der übrigen ist scheinbar willkürlich, und oft erscheint es auch hier so, als hätte eine plötzliche Erschütterung nicht nur die regelmäßige Gruppirung der Zellen und Kerne durch einander geworfen, sondern sogar einzelne Bezirke des einen Somits in die eines anderen hinein getrieben und kaum eine der regelmäßigen Anlagen unberührt gelassen. Man kann nicht einmal von unvollkommener Theilung oder von Verschmelzung sprechen: bei dem allgemeinen Durcheinander verschwinden solche controllirbaren Situationen. Und trotzdem sind bis nach vorn in die Kopflappen hinein noch Abgrenzungen erhalten, welche die deutlichsten Beweise der einstens bestanden habenden regelmäßigen Somite liefern. Glücklicher Weise sind beide Embryonen so vortrefflich conservirt und geschnitten, dass eben diese Disposition der Somite weder durch Verzerrung noch durch Schrumpfung gelitten hat und den deutlichsten Beweis dafür ablegt, dass der Vorderkopf von *Pristiurus* eben so wie *Torpedo*, wenn das richtige Stadium getroffen wird, seine Urwirbelbildung noch heute erkennen lässt.

Aber ich habe bei diesen Embryonen noch auf ein anderes bemerkenswerthes Factum hinzuweisen. Über der ausnahmsweise deutlichen Segmentirung des Mesoderms zeigt sich auch eine Segmentirung des Ectoderms, so dass man hier den Eindruck erhält, die Metamerisation des ganzen Körpers zu beobachten. Diese Segmentirung des Ectoderms schließt sich im Großen und Ganzen der des Mesoderms an, im Einzelnen weichen die Einschnürungen zwischen den verschiedenen Ectodermringen von denen der Urwirbel freilich ab: schon die Unregelmäßigkeit der letzteren macht auch die des Ectoderms unvermeidlich; es ist aber interessant genug, dass eine annähernde Übereinstimmung beider Segmentationen nachzuweisen ist. Wie weit diese Segmentation des Ectoderms sich nachher in der sogenannten Neuromerie — die besonders bei *Mustelus* deutlich in die Erscheinung tritt — fortsetzt, bleibt späterer Auseinandersetzung vorbehalten.

Ich kann noch mit wenigen Worten berichten, dass ich die Anlagen ventraler Wurzeln für *v* oft genug an jungen Embryonen beobachtet habe, dass *w* fast immer angelegt wird, und dass *x*, *y*, *z* stets damit ausgerüstet werden. Ganglienanlagen finden sich im Bereich der Somite *v* und *w* nur sporadisch, für *x*, *y*, *z* fast regelmäßig.

19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen.

Es galt in früheren Jahren als feststehend, dass der Vagus sich wie alle übrigen sensiblen Nerven des Kopfes und Rumpfes aus der Ganglienleiste bilde, die zuerst von Balfour nachgewiesen und als gemeinsamer Mutterboden aller Kopf- und Rumpfganglien angesehen ward. Die seriale Homologie der Kopf- und Rumpfganglien ward aber schon vorher als feststehend angesehen; es ist bekannt, wie die moderne Auffassung der Wirbelthiermorphologie, zumal die des Kopfes, durch Gegenbaur auf die Polymerie des Vagus gegründet wurde, dessen einzelne Componenten als mit eben so vielen Rumpfnerven homodyname Bestandtheile des Wirbelthierkörpers, somit als Exponenten von Metameren oder Somiten angesehen wurde, noch ehe die Ganglienleiste aufgefunden und in ihrer morphologischen Bedeutung abgeschätzt ward.

Es ist das große Verdienst Froriep's[1], diese als selbstverständ-

[1] Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis etc. Arch. Anat. Phys. 1885 pag. 1—52.

lich angesehene Homodynamie der Vagus- und Spinalganglien zuerst ausdrücklich in Abrede gestellt zu haben, gestützt auf den von ihm gebrachten Nachweis der Abstammung der Vagus-Glossopharyngeus- und Facialisganglien von besonderen Bezirken des seitlichen Ectoderms über den Kiemenspalten, worin er durch Beard[1] unterstützt ward, der denselben Fund unabhängig und gleichzeitig gemacht und durch die wichtige Beobachtung erweitert hatte, dass die sogenannten dorsalen Äste der Kopfnerven durch fortschreitende Abspaltung vom Ectoderm gebildet werden. Die Froriep'sche Gegenüberstellung der Spinal- und Kopfnerven ward der Ausgangspunkt zu weiteren Erörterungen, welche gleichzeitig bei Froriep und Gegenbaur zu der Annahme eines spinalen und präspinalen, oder vertebralen und prävertebralen Kopfabschnittes, oder Paläocranium und Neocranium — kurz zu der Annahme der Composition des Craniums aus zwei angeblich grundverschiedenen Abschnitten führte, deren vorderer als ungegliedert angesehen ward, während der hintere aus verschmolzenen Metameren herrühren sollte.

Auf die einzelnen Phasen dieser Begriffsentwicklungen und der ihnen zu Grunde liegenden Forschungen einzugehen, möchte ich verschieben, bis ich Gelegenheit gehabt haben werde, eine Anzahl neuer und fundamentaler Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der prootischen Kopfregion der Selachier darzustellen, die geeignet erscheinen, dieser Frage ein anderes Gesicht zu geben. Nur beiläufig möchte ich darauf hinweisen, dass in einer neuen Arbeit von Goronowitsch[2] die Befunde von Froriep und Beard zum Theil ausgedehnt, z. Th. aber auch mit nicht einwandsfreien Zuthaten versehen werden, deren Richtigstellung um so wünschenswerther erscheint, als durch dieselben nicht nur das Problemgebiet der morpho-phylogenetischen Fragen, sondern auch die Histogenese des Nervensystems berührt wird.

Goronowitsch widerspricht nämlich nicht nur der Ableitung der Kopfganglien von der Ganglienleiste, er ist auch geneigt, die Spinalganglien von anderem Ursprung herzuleiten — wie er andeutet, aus Elementen der Lateralisanlage! Eben so wenig will er der Ganglienleiste einen Antheil an der Bildung der Nervenfasern

[1] Beard, The system of Branchial Sense Organs etc. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 pag. 95—156.

[2] Untersuchungen über die erste Anlage der Cranialnerven bei *Salmo fario*. Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou Tome 16 1898.

zuerkennen; vielmehr schließt er sich der durch SEDGWICK erweiterten HENSEN'schen Lehre an, die ja auch in FÜRBRINGER einen Anhänger gefunden hat, und lässt die Nervenfaser aus »plasmodischen mesodermalen Netzen« sich herausbilden. Da aber die Ganglienleiste doch nun einmal da ist, so muss sie auch irgend eine Bedeutung haben, und so glaubt GORONOWITSCH, dass die sog. »Ganglienleisten Skleroblastenwucherungen darstellen, welche einst als Schutzgebilde für das Centralnervensystem dienten, später aber, in Folge neuer Auflagerungen von Skeletgebilden seitens der Hautsinnesorgane, ihre physiologische Bedeutung verloren haben. Dadurch erklärt sich die Reduction dieser ectoblastogenen Leisten und die Auflösung derselben in Mesenchymgewebe« (l. c. pag. 50).

Eingehende Beobachtung der Entwicklung des Vagus bei Selachiern im Allgemeinen und bei *Torpedo ocellata* im Besonderen bringt nun aber in alle diese Widersprüche und halben Wahrheiten neues Licht — und so gehe ich dazu über, meine thatsächlichen Befunde hier darzustellen.

Ich nehme Abstand davon, an dieser Stelle die Frage zu erörtern, ob die Ganglienleiste ein Product des Ectoderms neben der Medullarplatte sei, ob sie ausschließlich der Medullarplatte selbst entstamme oder von beiden zugleich hergestellt werde: ich will hier nur erörtern, was aus dem Theile der Ganglienleiste wird, welcher hinter der Ohrblase sich findet und bis zu den Occipitalsomiten caudalwärts sich erstreckt — also dem Bezirk, welcher vom Glossopharyngeus und Vagus eingenommen wird.

A. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Torpedo ocellata*.

Ich beginne meine Darstellung mit der Beschreibung des Befundes an einem Embryo von 4 mm Länge, der, wie die meisten hiernach beschriebenen, in Horizontalschnitte von $7^1/_2\ \mu$ zerlegt worden ist.

Embryo XXXVIII 148. Die Ganglienleiste hinter der Ohranschwellung, welche noch keine Einstülpung sondern erst eine Verdickung des Ectoderms bildet, zeigt sich in beträchtlicher Dicke. Während sie an den vorderen Theilen des Rumpfes — so weit wie sie in diesem Stadium überhaupt schon gebildet ist — nur zwei Zellen breit ist, ist sie hinter dem Ohr, also neben dem Theil des Medullarrohres, welches dem späteren Nachhirn entspricht, 4—5 oder gar

mehr Zellen breit, und diese Zellen lagern sich in unregelmäßiger Weise, bald locker, bald kleinere Klümpchen oder Ketten bildend, zwischen Medullarrohr und Ectoderm, letzteres in leicht geschwungenem, convexem Bogen nach außen drängend. Caudalwärts verschmälert sich der Breitendurchmesser dieser Region bald, und da erreicht die Ganglienleiste eben die normale Dicke von 2—3 Zellen. Die verdickte Partie ist der Mutterboden der Glossopharyngeus-Vagusplatte.

Verfolgt man die Horizontalschnitte ventralwärts, so sieht man, wie ein vorderer Abschnitt dieses Theils der Ganglienleiste oder, wie ich sie jetzt kurzweg nennen will, der Vagusplatte, sich von einem hinteren allmählich abgliedert: der vordere Abschnitt wird zum Glossopharyngeus, der hintere zum eigentlichen Vagus.

Auf den dorsaleren Schnitten erkennt man noch, wie die Vagusplatte mit den Zellen des Medullarrohres in plasmatischem Zusammenhange steht, d. h. wie Zellen des Medullarrohres in die Vagusplatte übergreifen, also offenbar im Begriff stehen, aus dem Verbande des Medullarrohres in den der Vagusplatte überzugehen. Eben so sieht man aber auch an etwas weiter ventral gelegenen Schnitten hier und da Zellen des Ectoderms auswandern und in den Verband der Vagusplatte übertreten; auf der Höhe der Chorda hört dieser Process aber auf, die ganze Vagusplatte hat dort ein Ende und wird nur noch durch einige Zellklümpchen dargestellt, welche außen von den Somiten *t* und *s* sich vorfinden. Caudalwärts läuft die Vagusplatte über dem Somit *u* in eine etwas schräg gerichtete, dünne, 1—2 Zellen starke Verbindung mit dem Rumpftheil der Ganglienleiste aus, welcher ventralwärts noch nicht die Spitze der Rumpfsomite erreicht hat. Die Occipitalsomite ihrerseits schieben sich vom Bauch her zwischen die Vagusplatte und das Medullarrohr ein, und gerade an der Stelle, wo der Glossopharyngeus sich vom Rest der Vagusplatte abgliedert, tritt das Mesoderm dorsalwärts zuerst in die Erscheinung — als eine unregelmäßige Zellmasse, die bereits alle Andeutungen früherer Gliederung in urwirbelartige Somite aufgegeben hat. Nur neben der eigentlichen Vagusplatte behält das Mesoderm den Urwirbelcharakter bei, und man sieht nach wenigen Schnitten, welche die dorsalen Kuppen der Somite getroffen haben, die beiden Urwirbellamellen und den zwischen ihnen befindlichen Spalt, die Urwirbelhöhle. Die Quergliederung dieser Mesodermpartie ist im ersten Abschnitt dieser Arbeit dargestellt — weiter unten werde ich Gelegenheit haben, auf sie zurückzukommen.

An einem Embryo von 5 mm Länge (XXXVIII 137) trifft man auf die folgenden bemerkenswerthen Dinge.

Die Vagusplatte befindet sich im Allgemeinen noch in demselben Zustande, wie bei dem vorher beschriebenen Embryo, nur erscheinen die Zellen, aus denen sie besteht, zahlreicher, und zugleich macht sich ein Überwiegen einer gewissen Zusammenordnung in Klümpchen bemerklich, von denen aber einstweilen nicht angegeben werden kann, ob sie in einem irgendwie geordneten Zustande oder nur in zufälligen Verbindungen zu einander stehen, die eben durch die Zunahme der Zellenmasse bedingt seien.

Immerhin möchte ich schon an diesem Embryo und diesem Stadium die Vorbereitungen zu einer Differenzirung erkennen, welche sich später geltend macht: so ist besonders der Glossopharyngeusabschnitt bereits gründlicher von der eigentlichen Vagusplatte geschieden, und es macht sich an ihm ein Unterschied zwischen einem medialen und einem lateralen Abschnitt geltend. Der mediale Abschnitt, welcher dem Medullarrohr näher liegt, erscheint als eine zusammenhängende, längliche Platte von 2—3 Zellen Breite, welche frontalwärts bis zwischen die Ohrblasenverdickung und das Medullarrohr reicht[1], dorsal mit dem Medullarrohr im Zellaustausch steht resp. Zustrom aus dem Medullarrohr empfängt, caudalwärts auf den dorsal liegenden Schnitten mit der Vagusplatte noch in Verbindung steht, ventralwärts aber, wie schon berichtet, sich von letzterer unter Volumverminderung abtrennt. Der laterale Abschnitt ist im Gegensatz zum medialen von lockererem Gefüge und macht den Eindruck eines Netzwerkes, dessen unregelmäßige Maschen mit der medialen Platte an den verschiedensten Stellen verschmelzen, ventralwärts aber, sich verdichtend, zu einem nach außen abgerundeten integrirenden Stück des Glossopharyngeus werden, das aus dem Ectoderm an einzelnen

[1] Es geschieht immer noch, dass Autoren die Unterbrechung der Ganglienleiste zwischen dem Facialis-Acusticus einer- und dem Glossopharyngeus andererseits, die bei *Pristiurus* und einigen anderen Selachiern sich findet, für ein typisches Ereignis halten und darauf tiefgreifende Gegensätze zwischen prootischen und metotischen Nerven und Kopfabschnitten gründen. Es kann nicht oft genug wiederholt werden, dass eine solche Unterbrechung bei *Torpedo* überhaupt nicht vorkommt, dass vielmehr eine dicke Schicht Ganglienleistenzellen hinter der Ohrblase Facialis und Glossopharyngeus continuirlich verbindet; auch bei *Pristiurus* ist die Unterbrechung nicht immer vorhanden. Bei weiterer Entwicklung löst sich dieser Verbindungstheil eben so auf, wie bei allen Spinalganglien sich allmählich die Brücken zwischen je zwei benachbarten Ganglien auflösen.

Stellen geringfügigen Zuwachs erhält und auf weiter ventralwärts geführten Schnitten zu einem ovalen Gebilde anschwillt, dessen ursprüngliche Scheidung in laterale und mediale Elemente zunächst zu verschwinden scheint, um erst in späteren Stadien sich von Neuem darzustellen, wie weiter unten geschildert werden wird.

Ehe ich von den weiteren Entwicklungen der eigentlichen Vagusplatte, also dem Theil des Gesammtgebildes spreche, welcher auf den vorderen Glossopharygeusabschnitt folgt, möchte ich noch darauf hinweisen, dass der Abschnitt der Ganglienleiste, welcher diese beiden Theile verbindet, nicht ohne wesentliches Interesse ist. An dem vorliegenden Embryo sieht man nämlich, dass dieses Verbindungsstück keinen lateralen Antheil aufweist, welcher so eben für den Glossopharyngeus beschrieben wurde, somit auch keine netzartige Structur besitzt, sondern eine directe Fortsetzung der schmäleren medialen Abtheilung des Gesammtgebildes darstellt. Dennoch aber bildet dieses Verbindungsstück zwei, ventralwärts sich von einander trennende, durch einen Auswuchs des Mesoderms geschiedene, kleinere Fortsätze oder Klümpchen, welche bis zu einer gewissen Tiefe sich noch unterscheiden lassen, dann aber verschwinden. Wir werden diese beiden, zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte ein besonderes Dasein führenden Theile der Gesammtplatte später wieder zu behandeln haben und in ihnen sehr merkwürdige Gebilde erkennen. Zwischen sie drängt sich Mesoderm hindurch, welches den dort liegenden Somiten entstammt und nachbarliche Beziehungen mit dem Ectoderm eingeht, über die ich weiter unten ausführlich berichten werde.

Die eigentliche Vagusplatte, zu deren Betrachtung ich mich nun wende, zeigt eben so, wie die kleinere Glossopharyngeusplatte, eine Zusammensetzung aus einem medialen und einem lateralen Abschnitte, welche auf diesem Stadium freilich noch nicht so deutlich von einander unterschieden werden können, wie bei letzterer schon jetzt, oder wie bei der Vagusplatte eines etwas älteren Embryos von etwa 6 mm Länge. Immerhin aber erkennt man in dem Durcheinander von Zellen ziemlich klar, dass der laterale Theil an Breite und Zellmasse ventralwärts das Übergewicht über den medialen gewinnt, welcher mitunter nur 1 Zelle breit ist, ja wohl hier und da ganz unterbrochen erscheint.

Die gesammte Vagusplatte schiebt sich auf diesem Stadium mehr und mehr, wie man auf den ventral gelegenen Schnitten beobachten kann, an das Ectoderm heran und entfernt sich entsprechend vom

Medullarrohr. Der Zwischenraum zwischen beiden wird ausgefüllt vom Mesoderm in seinen verschiedenen Entwicklungs- und Differenzirungszuständen. Auf einer gewissen Höhe sieht man inmitten des Mesoderms die dorsalen Anfänge der Somite, welche zwischen Glossopharyngeus und Vagus I gelagert sind, und weiter caudalwärts die dorsale Spitze jenes Somits, über welches die eigentliche, spinale oder Rumpf-Ganglienleiste in schräger Richtung hinüber an das Ectoderm geht zur Bildung der Vagusplatte, ein Stück, welches ich als Commissur bezeichne. Diese beiden Theile der Somitreihe des Hinterkopfs ragen dorsal am meisten vor und werden desshalb zuerst von Horizontalschnitten getroffen. Außer diesen beiden formirten Theilen erfüllt loses, sternförmige Zellen enthaltendes, embryonales Bindegewebe den Zwischenraum.

Auf der Hälfte der Entfernung vom frontalen Anfang der eigentlichen Vagusplatte bis zum Übergang derselben in die Rumpfganglienleiste sieht man nun bei dem vorliegenden Embryo auf der linken Seite einen schmalen Zellstrang von der medialen Lamelle der Vagusplatte über die dorsale Kante des daneben liegenden Somits *s* schräg nach hinten ziehen. Dieser Strang besteht aus wenigen Zellen, deren Plasma mit einander zu verschmelzen scheint. Dicke und Breite des Stranges scheint gleich groß und beträgt nur zwei Zellen neben und unter einander, während der Länge nach wohl 5—7 Zellen sich an einander schließen. Dieser Strang senkt sich auf dem nächsten Schnitt hinter die mediale Lamelle des Somits *s* hinab und zeigt eine Ansammlung von vielleicht 8—10 Zellen, die wie ein Klümpchen sich in die mediale Lamelle des Somits hineindrängen, es vor sich her schiebend. Auf dem folgenden Schnitt verlängert und verschmälert sich das Klümpchen und streckt sich eine Zelle breit neben den zur Muskelfaserbildung sich anschickenden Zellen des Somits in die Länge. Auf dem nächsten Schnitt ist es noch weiter in die Länge gestreckt, d. h. es finden sich dahinter ähnliche Zellstränge, welche sich in derselben Weise den medialen Lamellen der Somite *t* und *u* anschmiegen, das hinterste freilich auf der Grenze zwischen *t* und *u*, so dass es nicht einem oder dem anderen, sondern beiden zugleich zuzurechnen wäre.

Prüft man nun den übrigen Thatbestand, so erkennt

man, dass ganz ähnliche Zellstränge oder Klümpchen weiter caudalwärts neben den Somiten *r*, *w*, *x* etc. zu finden sind, und kann hieraus mit Sicherheit, wenn auch mit einiger Überraschung schließen, **dass es sich bei all diesen Bildungen um Spinalganglien handelt.** Dass neben den Somiten *x*, *y*, *z*, *w*, *r* Spinalganglien zu finden seien, brauchte nach den bisherigen Erfahrungen und den geltenden Anschauungen nicht Wunder zu nehmen — es sind das eben jene Spinalganglienreste oder Rudimente, welche für die Occipitalnerven resp. den Hypoglossus bekannt sind, für die Somite *x*, *y*, *z* auch bereits von den meisten Autoren, für *w* und *r* nur gelegentlich (Sedgwick und Braus) aufgefunden und erwähnt wurden, und wo sie noch nicht gefunden wurden, doch vorausgesetzt werden durften. Dass aber auch für *u*, *t* und *s* und, wie wir bald sehen werden, für *r*, *q* und sogar *p* und *o* Spinalganglienrudimente nachweisbar werden könnten, hat die Wirbelthiermorphologie bis zu dieser Stunde nicht geglaubt — und so stehen wir hier in der That vor einem Factum, dessen Bedeutung sehr weittragend ist und mit den herrschenden Anschauungen in starkem Widerspruch steht. Diese Bedeutung wird in der 21. Studie erörtert werden, hier will ich den Bereich des Thatsächlichen, so weit er mir augenblicklich zugänglich ist, weiter darzulegen versuchen.

Das bisher Beschriebene fand sich auf der linken Seite des Embryos 137; auf der rechten liegen die Verhältnisse etwas anders. Eine verbindende Brücke zwischen diesen Ganglien — die ich von jetzt an Vagusspinalganglien nennen werde — existirt nicht oder nicht mehr, wohl aber findet sich ein längliches Klümpchen von 1—2 Zellen Breite, welches in der ganzen Länge an der medialen Lamelle der Somite *s* und *t* hinabgeht, anfänglich ungetrennt verläuft, auf dem nächsten, ventralwärts folgenden Schnitt aber sich in zwei auf einander folgende, neben *s* und *t* gelegene Stücke theilt, auf die ein drittes ähnliches Klümpchen folgt, das neben *u* liegt, gerade in derselben Querebene, in welcher außen von *u* die hintersten Zellen der Vagusplatte zu erkennen sind. Es finden sich dann auch auf dieser Seite ähnliche Ganglienleistenelemente oder kurzweg Ganglienreste an dem medialen Hinterrand von *r*, von *w* etc. bis *x* und bis zu den eigentlichen Rumpfspinalganglien.

Alle diese Stränge oder Klümpchen liegen auf der Höhe der muskelfaserbildenden Zellen der medialen Lamelle der Urwirbel. Tiefer hinab erstrecken sie sich nicht. Wir

werden später sehen, welche weiteren Beziehungen sich indess gelegentlich noch einstellen. (Siehe pag. 96 u. 102.)

Im Übrigen sind die weiteren Verhältnisse der Vagusplatte verhältnismäßig einfach darzustellen. Eine Unterscheidung medialer und lateraler Bestandtheile derselben wird immer schwieriger, obschon es nicht zweifelhaft sein kann, dass auf den dorsaler gelegenen Schnitten Antheile beider Lamellen noch fortgesetzt neben einander existiren, aber vielfach in Contact mit einander treten. Das Bild, welches die Schnitte gewähren, ist indess weniger das eines Netzwerkes, als das eines regellos neben einander liegenden Haufens von Zellen, welche frontalwärts in zahlreicheren Schichten und mit einem größeren Gesammtbreitendurchmesser sich finden, als auf der caudalen Hälfte der Platte. Letztere verschmälert sich zusehends zur Breite von zwei bis drei Zellen, wird dann noch schmäler und kreuzt in schräger, nach hinten und innen gewendeter Richtung das Somit *u*, dessen laterale Lamelle außen vor der Commissur — wie ich das schräge Stück der Ganglienleiste ein für alle Mal nenne, welches die Vagusplatte mit der eigentlichen Ganglienleiste verbindet — liegen bleibt, während die mediale, Muskelfasern bildende Lamelle auf den folgenden Schnitten innen zum Vorschein kommt, und geht dann zwischen Somit und Medullarrohr in normaler Lagerung nach hinten.

Unterhalb derjenigen Schnitte, welche diese Commissur zur Darstellung bringen, und besonders außen von dem Somit *u* verdünnt sich dann die Vagusplatte allmählich zur Breite nur einer Zelle; ich glaube, dass auch diese ventral gelegene Partie der Platte aus Elementen besteht, die alle der eigentlichen Ganglienleiste entstammen, deren Composition aus lateralen und medialen Elementen hier ein Ende hat.

Dass es sich bei den hier dargestellten, bemerkenswerthen Verhältnissen der Vagusspinalganglien zwar nicht um regelmäßig, aber doch wiederholt auftretende Verhältnisse handelt, geht aus Befunden hervor, welche an anderen, auf derselben Höhe der Entwicklung stehenden, 5 mm langen Embryonen zu machen sind.

Der Embryo 99 zeigt zwar die Brücke zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte, lässt aber keine Reste von Spinalganglien erkennen. Erst neben dem Somit *w* auf der rechten und neben *x* auf der linken Seite sieht man unbedeutende Reste der zugehörigen Ganglien, welche indess allem Anschein nach bald geschwunden wären, da ihre Zellen schon die Anzeichen histolytischer Processe aufweisen.

Man bemerkt freilich in dem Zwischenraum zwischen Medullarrohr und den Somiten *s—u* gelegentlich dunkler gefärbte Zellstränge, die aussehen, als seien auch sie abgeschnittene Theile eines solchen Ganglions (Taf. 9 Fig. 1, 4—8 *Art. vert.*). Aber das ist nicht der Fall, vielmehr sind es Wandungszellen eines Gefäßes, das dorsal von den Aorten sich anlegt und als erste Vene fungirt, ohne doch den Namen einer Vene zu haben. Dies Gefäß hat RAFFAELE in seiner Arbeit über die erste Entwicklung der Gefäße des Selachierembryos als Vaso cerebro-spinale bezeichnet und dabei wahrscheinlich gemacht, dass es in späteren Stadien nach Obliteration mehrerer bestehender und Entwicklung mehrerer neuer Gefäßbahnen zur Spinalarterie wird. Die Wandungen dieses Gefäßes, das jedenfalls eines der ältesten des Selachierkörpers ist, legen sich um dieselbe Zeit an, wie die hier dargestellten Processe am Nervensystem verlaufen. Indem ich darauf hinweise, dass man es bei oberflächlicher Betrachtung mit rudimentären Resten der Ganglienleiste verwechseln könnte, behalte ich mir vor, seine Beziehungen und primitiven Verwerthungen später an anderer Stelle darzustellen.

Den Unterschied eines angeschnittenen Stückes der Wandung des Cerebrospinalgefäßes und der Vagusspinalganglien erkennt man am besten bei denjenigen Embryonen, welche beides neben einander zeigen, also bei dem oben geschilderten Embryo 137 und bei dem jetzt darzustellenden Embryo 103.

Man findet bei ihm an der Glossopharyngeusplatte eine kleine Ansammlung von Zellen, die wohl als Rest eines Spinalganglions gedeutet werden dürften; sie liegt wiederum an der caudalen Circumferenz der Platte, erstreckt sich aber ventralwärts nicht weit hinab. Von Vagusspinalganglien findet sich nur ein kleines Klümpchen rechterseits auf der Grenze zwischen Somit *s* und *t*; dicht daneben liegen sieben oder acht Zellen der Gefäßwandung des Cerebrospinalgefäßes (Taf. 13 Fig. 4): sie fallen durch ihre stärkere Tinction noch mehr ins Auge, als die durch den Schnitt getroffenen Zellen des Ganglions. Andere Vagusspinalganglien finden sich nicht, nur rechts ist unter der Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte ein Klümpchen von Ganglienleistenzellen neben dem Myotom *u* sehr deutlich und bestimmt zu sehen. Auch *r*, *w*, *x* etc. haben ihre Ganglienreste auf beiden Seiten.

Bei dem Embryo 103 bietet sich nun Gelegenheit, von einer anderen Eigenthümlichkeit in der Entwicklung der Vagusplatte zu sprechen, die gleichfalls von wesentlicher Bedeutung ist.

Betrachtet man auf Horizontalschnitten die Vagusplatte auf beiden Seiten jedes Embryos, so wird man häufig finden, dass ihre Ausdehnung caudalwärts ungleichmäßig ist. Mal ist die rechte, mal die linke länger, d. h. ihre hintersten Zellen reichen auf der einen Seite bis in die Mitte des Somits *u*, auf der anderen geht das Somit *u* ganz frei aus, und die Vagusplatte hört schon vorher auf. Bei manchen Embryonen findet man in so frühen Stadien sogar manchmal isolirt laterale Vaguszellen auf der Außenseite des Somits *v*, während auf der anderen Seite das Somit *u* nur am Anfangstheil derlei aufzuweisen hat.

Neben dieser Ungleichheit und damit in gewissem Zusammenhang steht noch eine andere Erscheinung. Diese äußersten Zellen der Vagusplatte der einen Seite, welche caudalwärts weiter hinabreichen, als die der anderen, finden sich meistens auch isolirt von dem davor liegenden Haupttheil und werden durch einen seitlich vorragenden Theil der Cutislamelle des daneben liegenden Somits von dem Haupttheil abgetrennt. Bekanntlich löst sich zu einem gewissen Zeitpunkt die Cutislamelle der einzelnen Somite auf; dies geschieht in der Weise, dass ihre einzelnen Zellen sich gegen das Ectoderm richten, plasmatische Fortsätze gegen dasselbe aussenden und allmählich aus dem epithelialen Verbande, in dem sie ursprünglich stehen, austreten und in unregelmäßiger Formation nach außen wandern — recht im Gegensatz zu der Differenzirung, welche auf der medialen, zu Muskelfasern sich umwandelnden Lamelle durchgeführt wird. Letztere verlängern sich in frontal-caudaler Richtung — erstere in quer darauf stehender seitlicher. Am frühesten und weitesten geht dieses Auswandern der Cutislamelle an den Occipitalsomiten vor sich, und oben, pag. 85, konnte ich bereits diesen Process von den Somiten andeuten, welche neben dem Glossopharyngeus liegen und seine Platte von dem Haupttheil der Vagusplatte scheiden. Dabei scheint die obere caudale Ecke der Cutislamelle immer zuerst in diesen Process einzutreten.

Einen solchen Process zeigt nun der Befund des Embryos 103 auf der linken Seite. Die obere hintere Kante des Somits *u* hat bereits das Ectoderm erreicht, davor liegen neun bis zehn Zellen der Vagusplatte, außen begrenzt von dem aus cubischen Zellen zusammengesetzten, einschichtigen Ectoderm, innen begrenzt von der concaven Linie der Cutislamelle des Somits *u*, das sich einwärts wendet und dicht an das Somit *t* anschließt, mit dem es zu ver-

schmelzen scheint. Aber die Cutislamelle des Somits *t* macht es gerade wie die des Somits *u*; auch sie löst sich auf, und ihre hintere und obere Kante dringt gegen das Ectoderm vor, dadurch aber die Continuität der Vagusplatte, welche zwischen ihr und dem Ectoderm liegt, durchbrechend. So schneidet sie die hinterste Partie der Vagusplatte ab, und diese befindet sich nun in einem Raum, der auf der medialen Seite von den Cutislamellen *t* und *u*, lateral vom Ectoderm, frontal von den nach außen wachsenden Cutiszellen von *t*, caudal von den gleichfalls lateral gerichteten Zellen von *u* umgeben wird. Die Isolirung in dieser Umwandung erstreckt sich ventralwärts durch zwölf auf einander folgende je $7^1/_2$ *μ* dicke Schnitte; erst auf dem dreizehnten Schnitte vereinigen sich die abgetrennten Zellen mit dem Rest der davor liegenden Vagusplatte. Auf der rechten Seite zeigt sich ein ähnliches Verhältnis, nur fängt es weniger dorsal an und reicht nicht durch eben so viel Schnitte in die Tiefe.

Besonders ausgeprägt finden sich ähnliche Verhältnisse bei dem Embryo XXXVIII 106, welcher 6 mm Länge besitzt. Auf der rechten Seite ist die Vagusplatte durch einen breiten mesodermalen Auswuchs, welcher aus Theilen der Cutislamelle von *u* und *t* besteht, unterbrochen, und der hinterste Zellstrang derselben auf 18 Schnitten von dem Haupttheil der Platte abgetrennt. Würde man nur die mittleren zehn bis zwölf dieser Schnitte ins Auge fassen, so würde man kaum auf den Gedanken kommen, einen Theil des Vagus vor sich zu haben; so fest umgrenzt zeigt sich dieser Zellstrang durch das ihn fast ganz umgebende Somit *u*, und so weit ist er abgetrennt von dem Haupttheil der Vagusplatte. Sonst bietet Embryo 106 nichts Bemerkenswerthes. An ihm ist keine Spur von Vagusspinalganglien und nur geringe Reste der Ganglien für *v*, *w*, *x* zu erkennen.

Embryo XXXVIII 101 zeigt rechts dieselbe Abtrennung des hintersten Zellstranges der Vagusplatte, aber in geringeren Dimensionen, als der vorige. Von Vagusspinalganglien ist keine Spur zu finden. Die Ganglien *v*, *w*, *x* sind schwach angedeutet.

Bei Embryo XXXVIII 104 von 6 mm Länge ist weder eine Spur von Vagusspinalganglien zu sehen, noch besteht eine Abtrennung des hinteren Zellstranges der Vagusplatte durch Cutiswucherung der Somite *t* und *u*.

Embryo XXXVIII 138 (Taf. 8 Fig. 4—6) von 6 mm Länge zeigt wiederum die netzartige Structur der Vagusplatte, sowohl für den

Glossopharyngeusabschnitt, wie auch für den eigentlichen Vagustheil. Auf beiden Seiten finden sich deutliche Reste der Vagusspinalganglien, links neben Myotom *u*, rechts neben *u* und *t*; links ist auch ein Rest des Ganglions *r* zu erkennen, das gerade von derjenigen Stelle der Ganglienleiste nach abwärts wächst, wo sie in die schräge Richtung der Commissur übergeht. Rechts ist das Ganglion für *r* bereits abgetrennt von der Ganglienleiste und mit zwei anderen dahinter liegenden durch eine Zellbrücke verbunden; diese drei Ganglienreste sind so vertheilt, dass neben *r* an seiner vorderen und hinteren Grenze je ein Ganglion liegt, während das dritte an der vorderen Partie von *u* sich findet.

Auf der linken Seite ist bei Embryo 138 der Zellstrang am hintersten Theil der Vagusplatte wieder sehr beträchtlich von dem Haupttheil abgetrennt und so eng von Cutiszellen des Somits *u* umgeben, dass man Mühe hat, ihn an dieser Stelle aufzufinden. Die Trennung erstreckt sich durch zehn Schnitte. Rechts besteht nur auf wenigen, ventraler gelegenen Schnitten eine solche Abtrennung.

Bemerkenswerth für den Embryo 138 ist, dass die Zellen der Vagusplatte stärkere Ausbreitung der plasmatischen Theile aufweisen, so dass aus dem Nebeneinander ihrer Zellen einerseits die Netzstructur stärker hervorgeht, andererseits aber auch die einzelnen Zellen mehr Raum in Anspruch nehmen.

Diese Zunahme des Plasmas zeigt sich in noch stärkerem Maße bei dem Embryo 142 von $6^1/_2$ mm Länge, wo es besonders deutlich wird durch die Färbung mit Orange. Es macht sich der Unterschied in der Zusammensetzung der Vagusplatte aus einer medialen Lamelle und den mehr lateralen Abschnitten auch dadurch geltend, dass die Zunahme und Differenzirung des Plasmas früher und stärker in der ersteren, als bei den letzteren auftritt — auch bei dieser Differenzirung geht die Glossopharyngeusplatte der eigentlichen Vagusplatte etwas voran. Wenn ich von Differenzirung des Plasmas der Vagusplattenzellen spreche, so habe ich dabei jene als intracelluläre Ausscheidung gedeutete Bildung eines glänzenden centraleren Theils des Plasmas im Auge, die ich schon vor zehn Jahren in der 17. Studie als den Beginn des Achsencylinders resp. der eigentlichen Nervenfibrillen beschrieben habe, und die in allen Nervenzellen sowohl des peripherischen als auch des centralen Nervensystems vor sich zu gehen scheint.

Der Embryo XXXVIII 142 zeigt auf der linken Seite am

hinteren Theil der Glossopharyngeusplatte wiederum jenen nach hinten, innen und unten gerichteten Fortsatz, welchen ich schon von dem Embryo 137 erwähnte, auch findet sich auf $^1/_3$ Länge der eigentlichen Vagusplatte ein seitlich, nach dem Medullarrohr zu gerichteter Zapfen, über dessen Bedeutung Zweifel insofern bestehen können, ob man darin die Reste eines Ganglions oder das Rudiment von Zellen zur Bildung von Wurzelfasern erkennen will. Sehr viel weiter ventralwärts und dem Myotom *u* an seiner Berührungsstelle mit *t* angelagert trifft man auf ein kleines Zellklümpchen, dessen Componenten schon Zeichen von Histolyse zu erkennen geben: es ist aber ein deutliches Vagusspinalganglion. Auch Somit *v* hat ein Ganglienrudiment.

Auf der rechten Seite findet sich neben dem Somit *t*, aber dorsalwärts höher, als der Beginn der Muskelfaserbildung ein Ganglionrest; ein zweiter liegt neben den beginnenden Muskelfasern von Myotom *u*; die Somite *v* und *w* haben unterhalb der Ganglienleiste keine abwärts reichenden Spuren von Ganglien mehr aufzuweisen.

Embryo 122 (Länge 7 mm) weist die ersten Faserzüge auf, welche zwischen Medullarrohr und Glossopharyngeusplatte erscheinen. Eigentlich kann man noch nicht von Faserzügen sprechen, sondern nur von einigen Plasmabrücken zwischen beiden Organen, in denen jene Differenzirung eingetreten ist, welche den Anfang der Nervenfaserbildung darstellt. Ob dieser Anfang der Faserbildung von Medullarzellen oder von Zellen der Glossopharyngeusplatte ausgeht, und ob es sich um ein Aus- oder Einwachsen von Fasern handelt, soll weiter unten ausführlicher besprochen werden, hier möge zunächst betont werden, dass es sich um ein so oder so geartetes Verbinden des Plasmas resp. seiner Differenzirungsproducte der an einander gelagerten Nervenzellen beider Organe handelt. Denn um diese Zeit hat auch im Medullarrohr bereits die Differenzirung seiner Zellen in ähnlicher Weise begonnen, wie bei der Vagusplatte, und man erkennt besonders an den seitlichen und unteren Rändern die hellen, glänzenden Cylinder, welche theils der Länge nach, theils quer durchschnitten im orange-gefärbten Plasma und neben den hämalaunfarbigen Kernen in dem dichten Zellgewirr des Medullarrohres sich geltend machen.

Auf der medialen Seite der beiden Platten, und zwar an dem Zwischenstück zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte, finden sich wiederum deutliche Zellwucherungen, welche sich als rudi-

mentäre Ganglienbildungen deuten lassen; ähnliche Wucherungen sind einige Schnitte tiefer an der eigentlichen Vagusplatte etwa auf der Querebene des Somits *s* oder *r* zu erkennen; dann folgen rechts drei von einander getrennte Ganglienklümpchen neben den Myotomen *t*, *u* und *v*, von denen das neben *u* das beträchtlichste ist. Auf der linken Seite findet sich nur ein ziemlich großes Ganglion neben *u*, das bereits deutliche Zeichen der Histolyse erkennen lässt. Mit den Ganglien *t*, *u* und *r* auf der rechten Seite verbinden sich ventrale Spinalnerven, von denen die für *t* und *u* sehr dünn sind, ersterer sogar nur aus einer Zelle besteht, welcher aber drei bis vier Medullarzellen vorausgegangen zu sein scheinen, die sich an das entsprechende Myotom angelagert haben (Taf. 9 Fig. 1). Links sind ventrale Wurzeln nur bis *r* wahrzunehmen.

An dem hintersten Stück der Vagusplatte macht sich zwar bei dem Embryo 122 keine Abspaltung eines ganzen Zellstranges bemerklich, wohl aber erkennt man ein anderes Phänomen: eine Ansammlung von in Auflösung begriffenen Zellen. Schon ziemlich nah der dorsalsten Partie der Vagusplatte findet man die Anzeichen der Histolyse innerhalb der hintersten Abschnitte, und diese Anzeichen bleiben sichtbar bis tief hinab ventralwärts. In den Zellen sammeln sich dunkel gefärbte Tröpfchen neben ganz blassen an, die Zelle verliert ihre Gestalt, wird ganz rund und umschließt mit einer Membran diese dunklen Tröpfchen; andere zeigen die Membran geplatzt und die Tröpfchen frei herum liegend, der Kern ist blass geworden und hat gleichfalls ein verändertes Aussehen. Solcher histolytischer Elemente giebt es auf jedem Schnitte bis zu einem Dutzend und mehr, aber nur in dem caudal gelegenen Theil der Vagusplatte außen von Somit *u* und *r*. Auch schon im gegenüber liegenden Ectoderm, an den Stellen, wo sonst ein Zuwachs der Vagusplatte erfolgt, sieht man solche in Auflösung begriffene Zellen. Ob es sich freilich wirklich nur um eine Histolyse handelt, oder ob damit noch andere Vorgänge verbunden sind, ob es sich dabei um die Hemmung eines Processes handelt, der früher einmal größere Dimensionen besaß und weiter caudalwärts Bildungen schaffen sollte, die bei den Selachiern früherer Perioden der Vagusplatte eine größere Ausdehnung nach hinten gewährt hatten, möge als Vermuthung hier ausgesprochen, aber einstweilen nicht weiter erörtert werden.

Embryo 124 von 7 mm Länge gleicht in allem Wesentlichen

dem vorigen. Die Glossopharyngeusplatte ist durch eine starke Cutiswucherung der Somite *v* und *u* von der Vagusplatte getrennt. Linkerseits findet man auf der Höhe des Somits *t* einen zapfenartigen Vorsprung an der medialen Lamelle der Vagusplatte, der sich aber ventralwärts auf mehreren Schnitten zu einem Ganglionrudiment auswächst, neben den beginnenden Muskelfasern des Myotoms liegt und den Beweis liefert, dass ähnliche Zapfen, selbst wenn sie keine abwärts wachsende Zellreste aufweisen, doch die ehemalige Ganglienbildung andeuten. Ein anderes Ganglienklümpchen liegt neben dem Somit *u* und steigt gerade von der Stelle der Ganglienleiste herab, welche als Commissur zur Vagusplatte schräg nach außen sich richtet. Für *v* und *w* besteht nur ein Ganglion auf der Grenzlinie beider Somite. Auf der rechten Seite giebt es nur ein ganz kleines Ganglienrudiment neben Somit *t*, ein anderes neben dem ventralen Nerv *v*; auffallender Weise aber sieht man einen letzten Rest eines ventralen Nerven für Myotom *s*, freilich nur eine Zelle breit — einen ähnlich schmalen Nerven sieht man ferner noch zwischen den ventralen Nerven für *v* und *w*, der aber mit dem für *w* an der Stelle der Vereinigung mit dem Myotom verschmilzt.

Für diesen Embryo 124 ist weiterhin bemerkenswerth, dass die linke Vagusplatte um ein gutes Stück weiter caudalwärts reicht, als die rechte, dass von beiden indess kein Faserstrang so abgetrennt wird, dass man ihn auf vielen Schnitten gesondert anträfe; sondern man sieht nur auf zwei oder drei Schnitten durch eine Wucherung von Cutiszellen die Continuität der Vagusplatte leicht durchbrochen. Histolytische Elemente finden sich gleichfalls wie bei dem vorigen Embryo am Hinterrande der Vagusplatte.

Ein weiterer 7 mm langer Embryo (126) zeigt, dass auch schon an der hintersten Circumferenz der Vagusplatte vereinzelte Faserbrücken zum Medullarrohre bestehen. In allem Übrigen stimmt derselbe mit den Vorgängern überein; rechts finden sich bei *s* und *t* kleine Reste von Vagusspinalganglien, links nur bei *u*.

Der Embryo 128, gleichfalls von 7 mm Länge, zeigt schon stärkere Zunahme der Faserverbindung zwischen Vagusplatte und Medullarrohr, zeichnet sich aber vor Allem durch die Zahl der Vagusspinalganglien der rechten Seite aus. Man findet dort Reste eines Glossopharyngeusspinalganglions und Wucherungen der medialen Lamelle auf der Querebene von Somit *s* und *r*, ferner ein deutliches Ganglion für *t*,

ein anderes für *u* und dahinter, von der Ganglienleiste dicht vor der Commissur ausgehend, eines für *v*, ein in zwei Theile gespaltenes für *w* und alle übrigen dahinter folgenden, so dass von der Glossopharyngeusplatte angefangen, alle Somite ihre Spinalganglienrudimente aufweisen. Auf der linken Seite existiren nur für *t*, *u*, *v*, *w* etc. Ganglienreste — eine Verdickung am vorderen medialen Rande der eigentlichen Vagusplatte deutet noch auf die Ganglionbildung hin. Die linke Vagusplatte reicht caudalwärts weiter als die rechte, zeigt in Folge dessen auch mehr histolytischen Zerfall als jene.

Als Contrast zu dem eben beschriebenen Embryo kann Nr. 140 dienen, welcher, eben so lang wie jener, nicht nur keine Spur irgend eines Vagusspinalganglions aufweist, sondern nicht einmal Ganglienreste für *v*, *w* und *x* producirt hat.

Ich könnte die Beschreibung der Embryonen aus diesem Stadium noch vermehren, aber es würde sich nur eine weitere Zahl von Varianten ergeben, aus denen nichts Neues zu lernen wäre.

Interesse aber bietet der Embryo 117 von 9 mm Länge. Auf der linken Seite sind sowohl an der Glossopharyngeusplatte wie an der vorderen Hälfte der eigentlichen Vagusplatte die deutlichen Spuren von vier Spinalganglien erhalten (Taf. 13 Fig. 1—3). Sie reichen zwar nur durch drei bis vier Schnitte von $7^1/_2$ μ hindurch, sind aber so bestimmt begrenzt, und ihre Zellen so wohl gebildet und erhalten, dass man keine Spur einer Auflösung daran wahrnimmt und sehr wohl hierin ein Vorstadium jener Embryonen erblicken kann, bei denen aus diesen Ganglienleistenzellen noch wirkliche Nerven hervorgehen, wie ich weiter unten (pag. 102) berichten werde. Der localen Disposition dieser vier Zellwucherungen zufolge würde es sich hier um Ganglien oder Myotomnerven aus der Ganglienleiste für die Somite *s*, *r*, *q* und *p* gehandelt haben. Auf der rechten Seite finden sich gleichfalls diese vier Ganglienreste, nur mit dem Unterschiede, dass die beiden mittleren zu einem breiteren Vorsprung zusammengeflossen sind. Am hinteren Theile der Vagusplatte sind keine Ganglien erhalten.

Außer den interessanten Resten der Vagusspinalganglien bietet dieser Embryo vortreffliche Gelegenheit, die weitere Differenzirung der Vagusplatte zu beobachten. Der Gegensatz der lateralen und medialen Elemente, aus denen die Platte besteht, macht sich stark

geltend. und man erkennt, dass die auf pag. 95 beschriebenen Faseranfänge sich hauptsächlich in der medialen Platte weiter ausgebildet haben. Aus den Plasmabrücken, die zwischen Medullarrohr und Vagusplatte beschrieben wurden, haben sich jetzt Fasern gebildet. Der Fortgang dieses Processes bietet vieles Interessante dar. Prüft man die Schnitte, vom Rücken anfangend, so trifft man zunächst hinter der durchschnittenen Ohrblase die obersten Theile des Glossopharyngeus, welche eine dichte Masse Ganglienleistenzellen darstellen, in denen aber eine Differenzirung des Plasmas nicht besonders hervortritt. Erst nach dem fünften oder sechsten Schnitt sieht man langgezogene Plasmafasern aus dem Glossopharyngeus schräg nach vorn und in sehr spitzem Winkel zwischen Ohrblase und Medullarrohr in das letztere einmünden. Im Inneren dieser Fasern, die durch Orange stark goldgelb gefärbt sind, während die Kerne violette Hämalaunfärbung haben, erkennt man deutlich jenen hellglänzenden Cylinder, welcher der Länge nach in dem goldgelben Plasma gelagert ist. Diese Fasern dringen in den Rand des Medullarrohres ein, der gleichfalls solche goldgelben Fasern mit hellglänzenden Cylindern in ihrem Inneren aufweist. Hinter diesen nach vorn ziehenden Fasern sieht man vorspringende Zellkerne des Medullarrohres, die den Eindruck machen, als wollten sie in die Glossopharyngeusplatte einwandern, ja man sieht auf dem nächsten Schnitt deutlich, dass einige große und etwas hellere Medullarzellen bereits so gelagert sind, als seien sie aus dem Verbande des Medullarrohres ausgetreten und in den der Glossopharyngeusplatte übergegangen. Auf dem nächsten Schnitt sieht es umgekehrt wieder so aus, als drängten sich Zellen der letzteren an und in das Medullarrohr hinein, und gleichzeitig sieht man eine Anzahl von Plasmafasern mit dem hellen Centralcylinder von der einen in das andere übertreten. Von wo diese Fasern ihren Anfang nehmen, ist auf Horizontalschnitten nicht festzustellen, wir werden weiter unten bei der Prüfung von Querschnitten darüber Genaueres zu erfahren suchen. Jedenfalls schreitet die Faserbildung von dem Glossopharyngeus caudalwärts bis zum Ende der Vagusplatte fort, ja, die ganze Commissur zwischen der Vagusplatte und der eigentlichen Ganglienleiste wird von solchen Fasern in schräger Richtung durchzogen. und man sieht dieselben auf der Höhe der Querebene des Somits *v* in das Medullarrohr einlaufen oder aus ihm heraustreten. Auf den weiteren Schnitten, welche durch die ganze Vagusplatte gehen, sieht man nun diese goldgelben Fasern abwärts ziehen, aber zunächst

noch innerhalb der medialen Platte, was sich dadurch zu erkennen giebt, dass die Fasern meist am inneren Rande, viele freilich auch in der Mitte, aber nur wenige innerhalb der äußeren Zellschicht der Vagusplatte zu finden sind. Es folgen nun auf den Schnitten die Spinalganglienreste; sie bestehen aus faserlosen Zellwucherungen an der medialen Seite der Platten, ihr Plasma zeigt sich nicht gelb sondern violettgrau gefärbt. Auf der Höhe dieser Wucherungen löst sich die Glossopharyngeusplatte von der Vagusplatte ab, und Mesodermelemente der seitlich auswachsenden Cutislamellen der Somite *p—r* drängen sich zwischen beide. Auf den weiteren Schnitten wird der Umfang der Glossopharyngeusplatte zunächst beträchtlicher, weil der laterale, hauptsächlich aus noch faserlosen Zellen bestehende Theil zunimmt. Der mediale, faserreichere Abschnitt streckt sich mehr in die Länge, bleibt aber hauptsächlich auf die Innen- und Hinterseite des allmählich eine ovale Gestalt annehmenden Glossopharyngeus beschränkt. Weiter ventralwärts treffen die Schnitte auf die Einbuchtung der Kiemenspalten, und der laterale Theil der Platte verschmilzt mit den Ectodermzellen der Placoden, welche über den Kiemenspalten sich finden. Dieses Verschmelzen ist aber nur der Ausdruck des wohlbekannten Abstammungsverhältnisses, in dem die Zellen des Glossopharyngeus zu dieser Partie des Ectoderms stehen, welches noch fortgesetzt Zellen an den Nerven abgiebt. Ob diese Localität als branchiale Ursprungsquelle von einer dorsal gelegenen lateralen zu unterscheiden ist, lasse ich einstweilen dahingestellt sein — hier möge es genügen, auf ihr Dasein zu verweisen. In der That treten zunächst Ectodermzellen vom oberen Rande der Ectoderm-Einsenkung, die in die Kiemenspalte führt, in das Ganglion über; weiter ventralwärts aber geht der Wucherungsprocess auf den caudalen Rand der Kiemenspalte, resp. den frontalen des darauf folgenden Kiemenbogens über und steigt bis an des letzteren vorragende äußere Circumferenz herab. Die gelben Faserzüge aber bleiben zunächst ausschließlich auf der hinteren, inneren Seite des Gesammtnerven und finden sich in der Nachbarschaft der Zellen der Seitenplatte, welche als ovaler, quergelagerter Schlauch die Mitte des Kiemenbogens einnimmt und aus sich allmählich die Kiemenmuskeln hervorgehen lässt, zu denen die Nervenfasern später in Beziehung treten.

Wie die Glossopharyngeusplatte durch Cutis- und andere Mesodermelemente von der eigentlichen Vagusplatte abgegliedert wird, so schiebt sich nun auch Mesoderm zwischen das frontalste Stück

der letzteren und ihren weiter caudalwärts liegenden Rest und gliedert das erste Vagusganglion ab, welches seinerseits mit dem Placodenectoderm der ihm benachbarten Kiemenspalte in Verbindung steht und von demselben Zellmaterial in Empfang nimmt. So bleibt nun auf dieser Horizontalebene hinter der vierten Kiemenspalte (das Spritzloch als Kiemenspalte eingerechnet) der Rest der Vagusplatte liegen. Er besteht bei diesem Embryo aus einer dicken lateralen Masse und einer sehr dünnen medialen, an welcher man nur wenige Fasern bemerken kann, da dieselben theils an und für sich spärlicher werden, theils auch noch nicht so weit ventralwärts hinabreichen. Nur das letzte Stück der Platte, jener schon so oft erwähnte, durch Cutiselemente des Somits *u* oder *r* abgetrennte Zellstrang, welcher direct an dem Stück der Vagusplatte, das durch die Commissur mit der eigentlichen Ganglienleiste verbunden wird, ventralwärts wächst, — dieser Zellstrang zeigt eine Anzahl gelbgefärbter Fasern, die rings von Kernen umgeben sind. Sie scheinen etwas rascher zu wachsen, als diejenigen der unmittelbar davor liegenden Theile der Vagusplatte. Aber auch noch für die fünfte Kiemenspalte sondert sich ein Vagusganglion von der Platte ab und bleibt in Zellcontact mit seinem Kiemenspaltenectoderm, so dass schließlich bei diesem 9 mm messenden Embryo 117 die Vagusplatte als solche sich in eben so viel Abschnitte gliedert, als Kiemenspalten vorhanden oder angelegt sind. Da aber noch eine Kiemenspalte auf späteren Stadien zum Durchbruch gelangt, so sieht man auch auf den weiter ventralwärts gelegenen Schnitten eine neue, durch seitlich eindringendes Mesoderm vollzogene Absonderung eines Vagusganglions vor sich gehen und kann gleichzeitig constatiren, dass auch der Rest der Vagusplatte von Mesoderm gegliedert zu werden beginnt; zugleich aber sieht man auch an vielen Zellen histolytische Processe auftreten, welche auch hier vermuthen lassen, dass vielleicht einer ursprünglich stattgefunden habenden weiteren Differenzirung Einhalt geboten und eine rückläufige Bewegung eingeleitet wird. Über diese vermutheten weiteren Gliederungen des caudalen Endes der Vagusplatte und ihre Hemmung verschiebe ich aber weitere Erörterungen auf eine andere Gelegenheit: sei es genug, hier anzudeuten, dass noch die sechste Kiemenspalte sich anlegt, und dass auch hinter ihr das verdickte Ectoderm weitere Zellen an die auf einzelne Klümpchen reducirte Vagusplatte liefert.

Ehe ich nun mit der Erörterung weiterer Complicationen der eigentlichen Vagusplatte fortfahre, will ich hier darstellen, was in letzter

Instanz aus den Vagusspinalganglien wird, so weit meine bisherigen Erfahrungen gehen. In weitaus den meisten Fällen scheinen dieselben einfach einer Histolyse zu verfallen und zu Grunde zu gehen. Aber es finden sich in meiner Sammlung Embryonen, welche den Beweis liefern, dass das nicht immer der Fall ist, und dass wenigstens die vorderen, zwischen Glossopharyngeus und Vagus I beschriebenen Zellwucherungen der Vagusplatte eine weitere Entwicklung durchmachen können.

Ein Embryo von 16 mm Länge (XXXIII 4 u. 7, Taf. 8 Fig. 7 u. 8) zeigt auf beiden Seiten zwischen dem Glossopharyngeus und dem 1. Vagusast zwei merkwürdige Nerven, die ich anfänglich gar nicht begreifen und classificiren konnte. Ich sah mit größter Deutlichkeit diese zwei Nerven aus einer Ansammlung von Ganglienleistenzellen hervorwachsen, welche sich an dem Anfange der motorischen Fasern des 1. Vagusastes vorfanden. Diese Nerven schlagen nicht die Richtung der Glossopharyngeus- und Vagusfasern ein, welche schräg caudalwärts verlaufen, sondern sie steigen senkrecht hinab inmitten der zu Fascien- oder Sehnenbildung aufgelösten Elemente der Somite *s*, *r*, *q*, welche zwischen Glossopharyngeus und Vagusplatte sich finden — ja, der hintere der beiden Nerven, mitten in diesen Zellen angekommen, biegt in rundem Bogen um und verläuft noch innerhalb derselben eine Strecke caudalwärts (Taf. 8 Fig. 8 *d.sp.n.*), während der vordere eben so weit ventralwärts hinabwächst, wie der andere, dann aber plötzlich aufhört. Man sieht, dass beide Nerven, ganz wie normale Nerven, aus Fasern und dazwischen und darum befindlichen länglichen Kernen bestehen, dass es sich also keineswegs um pathologische oder monströse Bildungen handelt. So findet es sich auf der einen Seite auf dem Präparat 7, während sich auf der anderen Seite, Präparat 4 (Taf. 8 Fig. 7 *d.sp.n.*), nur ein Nerv findet, der gleichfalls aus einer Zellansammlung an dem unteren Basalrande des 1. Vaguswurzelstranges hervorgeht, wie der hintere der beiden auf der anderen Seite in die Mitte der aufgelösten Somite *r*, *s* hinabsteigt und darin caudalwärts umbiegt, aber gleich nach der Umbiegung ein Ende nimmt.

Einmal auf diese anomalen Nerven aufmerksam geworden, forschte ich weiter nach, ob ich sie auch an anderen Embryonen auffinden könnte, was auch durchaus gelang. So zeigt der Embryo

XXXIII 105, der 12 mm Länge misst und gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt ist, auf dem Präparat 106 auf vier Schnitten einen Nerven, der ebenfalls vom Basaltheil der Wurzel des 1. Vagusastes (Taf. 8 Fig. 9 *d.sp.n.*) abgeht, an dem eine deutliche Zellwucherung zu sehen ist. Der Nerv zeigt Faserbildung und endet wiederum in den aufgelösten Somitelementen von *s* oder *r*. Genau an derselben Stelle findet sich dieses Nervenrudiment auf dem Präparat 128 der *Torpedo*-Schnitte von Paul Mayer, die mir zur Benutzung zu Gebot standen. Der Embryo ist 13 mm lang und sagittal geschnitten. Anfänglich steigt die Zellmasse kegelförmig ventralwärts hinab, dann verschmälert sie sich sehr, so dass der eigentliche Nerv nur aus einer Faser besteht (Taf. 8 Fig. 10 *d.sp.n.*), welche aber die Zellen des aufgelösten Somits durchsetzt und bis auf seine ventrale Grenze hinabreicht. Weiter lässt sie sich der blassen Färbung halber nicht verfolgen, sie scheint aber gleichfalls caudalwärts umzubiegen. Ganz ähnlich verläuft dasselbe Nervenrudiment auf der anderen Seite desselben Embryos, Präparat 130 (Taf. 8 Fig. 11 *d.sp.n.*). Bei einem 17 mm messenden Embryo aus der Sammlung P. Mayer's Nr. 131 sehe ich auf beiden Seiten innerhalb der aufgelösten, zu Fascien sich umgestaltenden Somite *r* und *q* sehr deutlich einen Nerven caudalwärts verlaufen, kann aber den Anfang desselben nicht feststellen. Es leidet keinen Zweifel, dass es einer der Vagusspinalnerven ist. Der Nerv zeigt sich auf Präparat 142 so breit und so scharf umrandet, seine Fasern sind so deutlich, und die langen Kerne der Zellen, aus denen er hervorgegangen ist, so klar und bestimmt, dass es sich hier schwerlich um eine bald zu Grunde gehende Bildung handeln dürfte. Es wäre also nicht unmöglich, dass auch noch bei älteren Embryonen oder gar bei Erwachsenen dieser Nerv sich fände.

Auf Taf. 8 Fig. 12 u. 13 bilde ich noch einige ähnliche Fälle anderer Embryonen ab: welcher Natur diese Nerven sind, wird sich indess erst feststellen lassen, wenn es gelingt, sie in höheren Entwicklungsstadien aufzufinden.

Ich kehre nun zur Darstellung der weiteren Differenzirung der eigentlichen Vagusplatte zurück und will versuchen, Einiges über die Bildungweise der motorischen Fasern mitzutheilen.

Die Frage, ob die Seitenhornfasern, also diejenigen, welche die Kiemenmuskulatur innerviren, vollständig in der Vagusplatte entstehen, oder ob sie aus dem Medullarrohre hervorgehen und in

die Vagusplatte übertreten, oder, drittens, ob sie vielleicht aus beiden Elementen sich zusammensetzen, veranlasste mich, auf das anfängliche Auftreten dieser Fasern im Medullarrohre mein Augenmerk zu richten und daher besonders Querschnitte zu untersuchen.

Bei *Torpedo* gehen bekanntlich aus den Seitenhornfasern auch diejenigen hervor, welche später als Nerven der electrischen Organe von dem Lobus electricus in bogenförmiger Krümmung bis auf die Höhe der Vagusplatte gelangen und dort in die letztere eintreten.

Auf dem Querschnitt von 4 mm langen Embryonen zeigt sich jede Hälfte des Medullarrohres gegen den Hohlraum des Centralcanals vorgewölbt und durch eine ziemlich tief greifende Furche in einen oberen größeren und einen unteren kleineren Abschnitt geschieden — der obere dazu bestimmt, die sensiblen und sensorischen Fasern aufzunehmen, der untere, die motorischen aus sich hervorgehen zu lassen. Gegen den Centralcanal gelagert, bilden cylindrische Zellen in dichter Gruppirung mit einer Menge von Mitosen, die nach dem Centralcanal zu liegen und gelegentlich sogar auch in den Centralcanal leicht vorspringen, den Zellbau des Medullarrohres; nach innen gegen das Mesoderm aber existirt ein Belag von Plasma, das den Eindruck macht, als seien in ihm alle Zellgrenzen aufgehoben; zugleich aber ist durch plasmatische Querfasern, die von den cylindrischen Zellen ausgehen, eine gewisse Gitterstructur gebildet, innerhalb deren die Plasmamassen sich gegenseitig berühren.

In diesen Plasmabezirken des Medullarrohres, die gegen das daneben liegende Mesoderm deutlich und ohne Unterbrechung abgegrenzt sind — nach His' Terminologie im Randschleier — finden sich rundliche oder kuglige Kerne, die durch ihre Gestalt und durch ihre blassere Farbe sich von den übrigen, cylindrischen und durch Körnerreichthum ausgezeichneten Medullarzellen unterscheiden. Diese Zellen können nur Abkömmlinge der cylindrischen Zellen oder aber Producte der eben erwähnten Mitosen sein.

Ähnliche rundliche blasse Zellen lernt man aber auch an den Placodenursprungsstellen und im Mutterboden des Lateralis kennen, ehe an beiden Stellen Nervenfasern auftreten, und auch bei den Placoden und beim Lateralis treten diese rundlichen, blasseren Kerne in einer vorher in die Erscheinung getretenen, größeren Plasmamasse auf. Das Plasma dieser beiden Localitäten, eben so wie das

des Randschleiers des Medullarrohres, macht aber bei genauerem Hinsehen den Eindruck, als sei es in einer gewissen Bewegung, Strömung gewesen, ehe es durch die Conservirung fixirt ward. Es wechseln dunklere mit helleren Stellen ab, und es gewinnt den Anschein, dass um die einzelnen Kerne das Plasma sich auszieht und zuspitzt. Im Medullarrohr ist dieser Eindruck besonders stark an der unteren, kleineren, motorischen Hälfte, und hier ist es auch, wo die meisten blassen rundlichen Kerne zum Vorschein kommen. Bei glücklich geführten Schnitten sieht man, dass diese rundlichen Kerne auch inmitten der cylindrischen Zellen zu finden sind, woraus zu folgen scheint, dass sie von dort ausgehen und mitsammt dem ihnen gehörigen Plasma an den Rand wandern. Aber eine Anzahl solcher blasser Kerne sind auch am Rande der oberen größeren Hälfte des Medullarrohrs zu erkennen.

Dieses Auftreten größerer Plasmabezirke und der in ihnen befindlichen blassen, rundlichen Kerne scheint die erste Differenzirung zu sein, die sich im Medullarrohr geltend macht — sie ist wohl als Vorbedingung der Bildung der eigentlichen Fasern und somit auch der sog. weißen Substanz anzusehen. In dem eben beschriebenen Stadium des Medullarrohres ist noch keine jener hellglänzenden Fasern zu erkennen, die später so leicht zu sehen sind. Der ganze Randschleier, in dem sie später auftreten werden, hat noch die grauröthliche Färbung, die ihm das Carmin verleiht — während die eigentliche Faserbildung durch Carmin nicht tingirt wird.

Es macht sich nun aber hier und da in dem Plasma und auch an der Gestalt der Kerne eine Änderung der Richtung bemerklich. Eine Anzahl der Kerne — auch der cylindrischen — erscheint in einer leichten Krümmung, und zwar dorsal nach oben gerichtet, so dass es fast aussieht, als würde ein Zug auf den motorischen Theil des Medullarrohres oder wenigstens eines Theils seiner Componenten ausgeübt. Das Plasma der einzelnen Zellen erscheint manchmal lang ausgezogen mit dorsalwärts gerichteter Spitze, die Kerne verlängern und krümmen sich, und hier und da liegt einer in durchaus gegensätzlicher Richtung gegen die große Mehrzahl der Medullarkerne.

Bei Embryonen von 7—8 mm Länge kann man nun diesen Process weiter fortschreiten sehen. Einestheils vermehren sich die blassen Kerne der motorischen unteren, resp. vorderen Hälfte des Medullarrohrs, und der Contour desselben springt in Folge dessen immer convexer gegen den Centralcanal vor; anderntheils drängen

die neu gebildeten die bereits bestehenden Kerne weiter in den Randschleier hinaus, wo sie sich krümmen und mit ihrem Plasma in lang ausgezogene, von unten nach oben verlaufende Bahnen gerathen. Auf vielen Schnitten sieht man dann ganze Nester von blassen rundlichen Kernen in den Vorderhörnern: die innersten und untersten rund oder kugelig, die weiter nach oben vorgeschobenen bereits etwas zugespitzt, die am meisten dorsal gewanderten in die Länge gezogen. Und eben so ist das sie umgebende Plasma geformt, so dass man die mit Carmin grau-röthlich gefärbte Masse nach oben gerichtet und lang ausgezogen, fast zugespitzt verlaufen sieht.

Bald darauf sieht man in diesen Plasmagebilden auch die eigentliche Faserbildung ihren Anfang nehmen, und zwar *scheint* sie in derselben Weise vor sich zu gehen, wie bei den peripherischen Nerven. In den spindelförmigen Plasmagebilden sondert sich ein heller glänzender Centraltheil ab und durchzieht, so weit man das überhaupt feststellen kann, der ganzen Länge nach die einzelnen Zellen, die nun auch gleichzeitig immer weiter dorsalwärts im Randschleier vorrücken und bis auf die Höhe der dem Medullarrohr anliegenden dorsalsten Theile der Vagusplatte gelangen.

Es ist sehr schwierig, diese Processe genau zu beobachten und zu analysiren, da man niemals eine einzelne Medullarzelle in ihren selbständigen Evolutionen beobachten kann. Wenn ich mir aber viele Bilder des Gesammtprocesses vergegenwärtige und den Versuch mache, diesen Process in die gesonderte Thätigkeit aller mitwirkenden Zellen zu zergliedern, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass zuerst eine Vermehrung der Zellen eintritt, darauf aber eine Anzahl dieser Zellen in den Randschleier wandert, wobei ihr Plasma zunimmt und seine äußere Gestalt verändert, indem es sich lang auszieht — ob nur in *einer* Richtung oder in beiden, weiß ich nicht zu sagen. Die meisten der Zellen, die sich so umgestalten, liegen dicht bei einander — ob dabei das Plasma derselben verschmilzt, ob es getrennt bleibt, ja, ob überhaupt *ihr* Plasma sich zu Fasern umwandelt oder ob das Plasma gewöhnlicher, cylindrischer Medullarzellen diese Evolution vornimmt, und jene größeren, blassen, kugeligen Zellen nur dazwischen liegen und erst nachträglich mit den auswachsenden Fasern in Zusammenhang treten — das bleibt zweifelhaft und lässt sich durch die Untersuchung der einfach in Sublimat erhärteten und mit Carmin gefärbten Schnitte schwerlich eruiren. Die einzelne Zelle *erscheint* mir wie eine lange pfriem-

förmige Nadel, deren Knopf der Kern ist; die Nadelspitze sucht sich ihren weiter wachsenden Weg im Randschleier und drängt dabei alle anderen hier vorhandenen Elemente bei Seite; es kann aber auch sein, dass diese blassen Kerne und ihr Plasmabezirk erst später in den Verband der Fasern aufgenommen werden und dann als ihr Ursprung erscheinen, es aber nicht sind. In späteren Stadien sieht man oft genug Fasern von dem inneren Rande des Medullarrohres aus gewöhnlichen cylindrischen Zellen hervorgehen und sich unter die großen blassen Zellen mischen — ob sie damit sich verbinden, ob sie nur durch sie hindurchtreten, bleibe hier dahingestellt. Was für Elemente es sind, die aus einander gedrängt werden, bleibt auch fraglich, da sich im Querschnitt nur die cylindrischen, in dichten Massen neben einander liegenden Medullarzellen vorfinden. Ob innerhalb dieser Masse bereits irgend welche Differenzirung und gewebliche Formation eingesetzt hat, lasse ich wiederum dahingestellt — sollte es sich dabei um sog. Gerüstfasern handeln, so könnten sie keinenfalls bereits feste und starre Form angenommen haben, weil es sonst schwer zu begreifen wäre, wie es beträchtlich später bei dem massenhaften Eindringen der sensiblen Wurzelfasern (vgl. pag. 131), zu einem totalen Wegdrängen dieser Stützfasern und der Medullarzellen kommen könnte. Wenn aber auf der dorsalen sensiblen Sphäre eine Constitution von derlei Gerüstfasern (Spongioblasten) noch nicht Platz gegriffen hat, so meine ich keinen Grund zu haben, sie auf der ventralen motorischen Hälfte der Medullarplatten annehmen zu sollen. Ob und wie fest die Begrenzung ist, welche die Medullarplatten gegen das Mesoderm besitzen, wage ich nicht zu sagen: das Ein- und Austreten von Medullarzellen und Fasern, das noch spätere Eindringen von Blutgefäßen und anderen Mesodermelementen lässt es zweifelhaft erscheinen, ob überhaupt eine feste Begrenzung in so frühen Embryonalzeiten angenommen werden dürfe. Andererseits muss es wieder auffallen, dass bei den mannigfachen inneren Umgestaltungen im Medullarrohr der äußere Contour, welcher dasselbe gegen das umgebende Mesoderm abschließt, nicht durchbrochen wird; ganz besonders könnten das die hier behandelten Seitenhornfasern leisten, da sie genau an derselben Stelle entstehen, wie die Vorderhornfasern, welche sammt einem Theile ihrer sie herstellenden Medullarzellen aus dem Verbande des Medullarrohres hervorquellen und sich ihren Weg durch das Mesoderm bahnen, um an ihren oft weit entfernten Bestimmungsort zu gelangen — wie z. B. die des N. abducens und des N. oculomotorius. Die Seiten-

hornfasern aber verlaufen innerhalb des Medullarrohres, bahnen sich den Weg durch das Plasma und die Kerne der Medullarzellen, so viele ihrer sich ihnen in den Weg stellen, und treten erst an der Stelle aus dem Medullarrohre hervor, wo die anliegenden Vagus-Glossopharyngeusplatten (oder am Vorderkopf die Facialis-Trigeminusplatten) dem Medullarrohre sich anlegen. Wenn es also für Viele als theoretisch schwer verständlich gilt, wie Nervenfasern ihren Weg zu entfernteren Endorganen (Muskeln) durch dazwischen liegendes Mesoderm finden können, so ist dieselbe Schwierigkeit auch für die Seitenhornfasern gegeben, die doch in fast allen Fällen einen noch weiteren Weg zu ihrem Endorgane zu suchen haben, als die ventralen Vorderhornnerven. Da ich aber im weiteren Verlaufe dieser Studie auf die principielle Frage des Auswachsens der Nervenfasern einzugehen haben werde, so will ich hier nur darauf hinweisen, dass die Seitenhornfasern eine wesentlich schwierigere Aufgabe zu lösen haben, als ihre ventralen Vorderhorncollegen — damit aber offenbar eben so leicht fertig werden, wie diese.

Bei etwas älteren Embryonen von 10 und 12 mm Länge nimmt das Quantum der blassen kugligen Zellen fortdauernd zu, und eben so die Zahl der Fasern, welche theils von ihnen aus-, theils um sie herum zu gehen scheinen. Denn die Bilder der Schnitte erwecken immer die Vorstellung, dass die Fasern nicht nur von solchen ausgewanderten blassen Zellen, sondern auch von den hinter und über ihnen liegenden, noch cylinderförmigen Medullarzellen geliefert werden, so dass eben der ganze untere resp. vordere Abschnitt jeder Medullarplatte an der Production dieser Seitenhornfasern betheiligt erscheint. Auch ist es wohl bemerkenswerth, dass diese aufsteigenden Fasern im Innern des Medullarrohres convergirend zu den Stellen verlaufen, wo sie als zusammengefasste Bündel aus- und in den Verband der Vagusplatte übertreten, um sich in ihr wieder mehr zu zerstreuen. Vielleicht ist es wichtig, hervorzuheben, dass, dem Augenschein nach zu urtheilen, sowohl die im Medullarrohr convergirenden, als die in der medialen Lamelle der Vagusplatte divergirenden Fasern wesentlich zahlreicher zu sein scheinen, als das Bündel von motorischen Fasern, das jeweils die Verbindung zwischen beiden Localitäten herstellt. Immerhin bleiben im Vorderhorn an diesen Localitäten noch Zellen übrig, welche gleichzeitig das Material für die Bildung der Abducensfasern hergeben; bei Embryonen von 9—10 mm Länge kann man mitten zwischen den Nestern der Seitenhornwurzelzellen und -fasern rundliche Zellen

beobachten, deren Plasma sich an den unteren Seitenrand des Medullarrohres begiebt und hier aus dem Verband der Medullarplatte hervortritt. Eine beträchtliche Zahl solcher Ausflüsse von Zellen, Kernen sowohl wie Plasma, finden sich inmitten der Bezirke der Zellennester, aus welchen die Seitenhornfasern für den Facialis nach vorn und für den Glossopharyngeus nach hinten hervorgehen. Wer sich also darüber wundern will, dass frei auswachsende Nervenfasern ihren Weg zu den ihnen bestimmten Muskelfasern finden, der könnte sich mindestens eben so sehr darüber wundern, dass aus derselben Localität Nervenfasern in zwei verschiedenen Richtungen ihren Weg nehmen, ohne dass es dabei zur Verwechslung der einen mit den andern kommt.

Nach dieser Erörterung der auf die Bildung der Seitenhornfasern bezüglichen Zustände im Innern des Medullarrohres wende ich mich wiederum zur Betrachtung der Vorgänge, welche die laterale Lamelle der Vagusplatte im weiteren Verlauf der Entwicklung durchmacht.

Vorerst möchte ich betonen, den Ausdruck »laterale« Lamelle der Vagusplatte nicht so zu verstehen, als bestünde diese Lamelle von Anfang an aus Elementen, die dem Ursprungsort des Nervus lateralis, d. h. also den mit dem Ausdruck Placoden bezeichneten Bildungen, angehörten; das wäre ein essentieller Irrthum. Bis zu Stadien von 4, 5 und 6 mm Länge sind die Zellen auch der lateralen Lamelle der Vagusplatte fast ausschließlich Producte der eigentlichen Ganglien- oder Neuralleiste des Kopfes und wachsen auf der Außenseite der Somite, dem Ectoderm dicht angelagert, ventralwärts bis beinahe an die Bauchfläche hinab, ohne anders als nur sporadisch einzelne Ectodermzellen lateraler Provenienz in sich aufzunehmen. Ob und wie viel von den Zellen der lateralen Lamelle in diesen frühen Stadien an der Faserbildung der motorischen Nerven der Vagusplatte Theil nehmen, ist schwer zu entscheiden, die Möglichkeit aber um so weniger in Abrede zu stellen, als auch die distalen Theile der abwärts wachsenden Partien innerhalb der späteren Visceralbogen sehr wohl Ausläufer beider Lamellen sein können. Überhaupt darf man sich diese Lamellen nicht geschieden denken, wie etwa die mediale und laterale Lamelle der Somite, deren eine Muskeln, die andere Cutis producirt. Aber sobald in späteren Stadien eine beträchtliche Wucherung von Placodenzellen geschieht, kann man ziemlich deutlich laterale und mediale Lamelle der Vagusplatte bezeichnen und die Producte unterscheiden, welche aus jeder von beiden hervorgehen.

Dieser ectodermale Zufluss zur Ganglien- und Nervenbildung durch die Placoden, den bereits Semper, Goette und Beard behauptet, und über welchen ich, meinen früheren irrthümlichen Widerspruch aufgebend, genauere Angaben in der 17. Studie gemacht habe, geschieht durchaus nicht auf einmal und an scharf umschriebener Stelle, vielmehr beginnt er am Vorderkopf und schreitet caudalwärts zunächst bis zum Ende des Kiemenapparates, dann aber in der sog. Seitenlinie bis zum Ende des Körpers fort. Am Vorderkopf, der uns hier indess zunächst nichts angeht, und besonders an der Ohreinstülpung macht sich dieser Process sehr frühzeitig bemerklich, dann schreitet er langsam weiter, zunächst oberhalb der späteren Kiemenöffnungen, nachher auch ventralwärts hinter den Kiemenspalten.

Diese Wucherungen kann man deutlich in den verdickten Ectodermpartien vor sich gehen sehen. Das sonst einschichtige Ectoderm, dessen Zellen neben und hinter einander liegen und seitlich abgeplattet sind, ist in der Nachbarschaft der Vagusplatte mehrschichtig, und seine Zellen sind dort mit ihrer Längsachse senkrecht gegen die Längsachse des Körpers gerichtet. Sie schieben sich durch einander, und an verschiedenen Stellen treten einzelne Zellen in kugliger Gestalt oder ganze Klümpchen von Zellen auf einmal aus dem Ectoderm heraus und in den Verband der Vagusplatte hinüber. Vielfache Plasmabrücken zwischen Vagusplatte und Ectoderm deuten auf die eben vollzogene Auswanderung von Zellen aus dem letzteren in die erstere, und flache oder spitze Vorwölbungen des Ectoderms nach innen bedeuten, dass eine Auswanderung bevorsteht.

Durch die ununterbrochene Einwanderung solcher ectodermalen Elemente wächst der Umfang der Vagusplatte mehr und mehr an, und da sich diese Elemente von außen, d. h. vom Ectoderm her auf die Platte auflagern resp. sich ihr einfügen, so wird die laterale Lamelle allmählich sehr viel stärker, als die mediale, welche sich schon durch ihre weiter fortgeschrittene Faserbildung von der lateralen unterscheidet, so dass sich eine Art von Gegensatz zwischen beiden herausstellt, der sich auch in ihren weiteren Schicksalen geltend macht. Die mediale Lamelle scheint vorwiegend, wenn nicht ausschließlich den motorischen Theilen des Vagus Zellmaterial zu liefern, die laterale aber producirt die sensibeln Fasern und damit auch das Material zu den einzelnen Ganglien, welche sich, wie bereits oben geschildert ist, aus der Gesammtmasse der aus Ganglienleiste und Placoden ge-

bildeten Vagusplatte differenziren und je einen Abschnitt der Zellen und Fasern der medialen Lamelle mit sich führen.

Man könnte glauben, dass das gesammte Zellmaterial dieser eigentlichen Vagusganglien und ihrer centralen wie peripherischen sensiblen Nervenstränge aus den später zugetretenen Zellen der Placoden hervorgehe, und mit Goronowitsch bezweifeln, ob sich an ihrer Bildung auch Elemente der lateralen Lamelle des ursprünglichen, aus der eigentlichen Neuralleiste herstammenden Theils der Vagusplatte betheiligen. Ich halte es dagegen für mehr als wahrscheinlich, dass sich die ursprünglichen Ganglienleistenzellen der lateralen Lamelle an der Bildung der sensiblen Wurzelfasern in großem Umfange betheiligen, und führe zu Gunsten dieser Auffassung an, dass die dorsalsten Zellen der Vagusplatte, welche eine ziemlich compacte Masse bilden, sicherlich zu solchen Wurzelfasern auswachsen, und dass aus ihnen die Wurzel des Lateralis hervorgeht, wie wir später bei Darstellung der Entwickelungszustände von *Mustelus* im Detail erfahren werden.

Wenn die Zunahme der Vagusplatte und ihrer einzelnen Ganglien durch Prolification der Placodenzellen einen gewissen Umfang erreicht hat, so macht sich ein neuer Process bemerklich, auf dessen Bedeutung und einzelne Phasen ich jetzt hinweisen möchte. Dieser Process besteht darin, dass die Placodenzellen nicht mehr in die Vagusplatte oder ihre Derivate gelangen, sondern in dem Ectoderm oder demselben dicht angelagert bleiben und in dieser Situation den weiteren Differenzirungsprocess zu Nervenzellen und Nervenfasern durchmachen. Und während bei allen übrigen Differenzirungsprocessen der Vagusplatte die frontalwärts liegenden Theile immer einen Vorsprung haben, setzt dieser neue Process zuerst an den hinten liegenden Abschnitten, also dem noch nicht zu discreten Ganglien gesonderten Plattentheil ein. Das Essentielle dieser Bildung ist, dass sich innere Zellen des Ectoderms von ihrer Umgebung so weit sondern, dass ihr Plasma frei den Kern umgiebt, und statt wie die übrigen Ectodermzellen sich senkrecht auf die Längsachse zu richten, vielmehr mit ihr parallel laufen. Viele dieser Zellen treten bei dieser Umlagerung etwas aus dem Ectoderm hervor, andere verlassen es ganz und gar und bilden eine Brücke zu der Vagusplatte, die sich gleichfalls allmählich der Faserbildung anschließt, wodurch Faserzusammenhang zwischen den Zellen der Vagusplatte und diesen sich ähnlich umgestaltenden Fasern im Verband des Ectoderms ent-

steht. Während aber die Fasern in der Vagusplatte schräg von oben nach unten ziehen, laufen die Fasern im Ectoderm von vorn nach hinten und stehen nur an ihrem Anfang in Contact oder Zusammenhang mit jenen.

Die ersten Spuren dieses Processes trifft man bei Embryonen von 10—11 mm Länge. Es zeigt sich da der Anfang von Umlagerung einzelner Zellen innerhalb des Verbandes des Ectoderms. Sie treten hier und da etwas nach innen vor, so dass der Kern und ein Theil des Plasmas frei liegen, während beide Enden des Plasmas innerhalb des Ectoderms verbleiben. Auch sieht man derlei Zellen bereits mit dem charakteristischen hellen Cylinder versehen, welcher durch die darüber oder darunter liegenden und quer dazu gerichteten Ectodermzellen sichtbar wird. Anfänglich treten diese Umgestaltungen des Ectoderms nur neben dem hinteren Stück der Vagusplatte auf, allmählich aber greift der Process weiter um sich und rückt sowohl dorsalwärts als auch ventralwärts weiter, d. h. es treten mehr Ectodermzellen in Fasercontact unter einander und mit der Vagusplatte.

Um den Gang dieser Umbildungen zu veranschaulichen, empfiehlt es sich, den Zustand eines Embryos von 13 mm Länge (XXXVIII 131) näher zu beschreiben und dabei die gesammte Vagusplatte zu berücksichtigen.

Der dorsal höchste Theil der Platte ist die Kuppe des Glossopharyngeus. Die beiden ersten Schnitte gehen nur durch Ganglienleistenzellen, ohne Fasern zu treffen, der dritte trifft bereits am Vordertheil der Platte feine Fasern, welche etwas frontalwärts, dann aber Fasern, welche, quer gegen die Längsachse des Körpers gerichtet, zwischen Medullarrohr und Vagusplatte verlaufen: die vorderen scheinen die ersten Andeutungen der sensiblen, die anderen motorische Fasern zu sein. Auf dem nächsten Schnitt nimmt die Zahl der Faserbündel sehr zu, und eben so der Umfang der einzelnen Bündel. Aus der Glossopharyngeusplatte dringen die Fasern nur zum Theil in querer Richtung, die vorderen Bündel schräg und schräger, das vorderste sogar in sehr spitzem Winkel in das Medullarrohr ein. Wir werden später sehen, dass dieses vorderste Bündel eine besondere Bedeutung als Wurzelfasern der sogenannten dorsalen Äste und des gesammten Lateralis besitzt. Umgekehrt ist es am hinteren Ende der Vagusplatte, wo die letzten Fasern, welche sich zur Vagusplatte begeben, auf der Querebene des Somits x aus dem Medullarrohr hervortreten und an dem rudimentären Ganglion dieses Somits vorbeilaufen. Der Austrittswinkel dieser Fasern, die den späteren Accessorius darstellen, ist eben

so spitz, wie der Einfallswinkel der vordersten Glossopharyngeusfasern.

In den nächsten Schnitten trifft die Schnittebene die Fasern bereits in schräger Richtung, da sie in der Vagusplatte ventralwärts umbiegen. Vorn ist die Masse der Ganglienleistenzellen noch sehr beträchtlich, nimmt aber caudalwärts allmählich ab, so dass die hintere Hälfte sehr viel schmaler erscheint. Auf einem solchen Schnitte kann man etwa 30 mehr oder weniger compacte Faserbündel zählen, welche von dunkel gefärbten Kernen umgeben und durch sie von einander getrennt sind. Einen Schnitt weiter ventralwärts erscheinen sämmtliche Fasern bereits quer durchschnitten, die ganze Vagusplatte wird schmaler, da die Ganglienleistenzellen der vorderen Hälfte fast ganz verschwinden, die Placodenelemente aber noch nicht so weit dorsal vorgedrungen sind. Die nächsten Schnitte bringen nur den Anfang der sensibeln Faserbildung der Placoden, die, schräg gerichtet, von der Seite, von hinten und von unten kommend sich der medialen Lamelle mit ihren motorischen Fasern außen anschmiegt. Dass bei dieser Faserbildung Ganglienleistenzellen betheiligt sind, ist wie oben gesagt, höchst wahrscheinlich, eben so, dass die nun folgende beträchtliche Masse der dicht gedrängten, in derselben schrägen Richtung gelagerten Zellen, welche den Körper der eigentlichen Vagusganglien bilden, nicht von den Ganglienleisten sondern ausschließlich von den Placoden herstammt. Die Richtung der sensiblen Fasern ist übrigens nicht parallel sondern von hinten nach vorn etwas convergirend, so dass die vorderen Fasern in einem weniger spitzen Winkel an die mediale Lamelle herantreten, als die hinteren — ein Verhältnis, das später noch prägnanter wird.

Schon ehe die Zellmasse der Vagusganglien unmittelbar das Ectoderm berührt, was erst auf einigen Schnitten weiter ventralwärts geschieht, sieht man am Ectoderm die Anzeichen jenes Differenzirungsprocesses, der vorher in seinen Anfängen erwähnt ward. An einzelnen Stellen springen Zellen, an anderen Faserstücke vor — erstere sind rundlich im Gegensatz zu den länglich zugespitzten Zellen der eigentlichen Ganglien, die Fasern aber laufen auf dem inneren Rande des Ectoderms, theils zwischen seinen Zellen, theils etwas nach innen vorragend. Man sieht in den Fasern deutlich den hellglänzenden Cylinder. Neben den vorspringenden Zellen finden sich auch solche, die in jenem sonderbaren Zustand begriffen sind, den ich nicht recht zu deuten weiß und als histolytische Vorgänge

darstellend beschrieben habe. Auf dem nächsten Schnitt kann man erkennen, dass einige Zellen und Fasern aus dem Ectoderm ausgetreten sind und sich direct den Zellen der Vagusganglien anschmiegen, also Querbrücken zwischen den Ganglien und dem Ectoderm herstellen. Gleichzeitig geht der Faserbildungsprocess im Ectoderm weiter und greift caudalwärts sogar über den Bereich der Vagusganglien hinaus. Es treten immer mehr Zellen aus dem Ectoderm heraus und an die Ganglien heran — aber dennoch ist es keine compacte Verbindung, die zwischen beiden besteht, vielmehr sieht man Lücken mit Bindegewebszellen ausgefüllt und sogar Gefäße zwischen ihnen. Die Hauptmasse der Zellen zwischen Ganglien und Ectoderm ist längsgerichtet, doch bestehen überall auch Querbrücken, so dass man den Gesammteindruck eines Netzwerkes mit wenigen und kleinen Maschen erhält. Histolytische Elemente sind zahlreich zu erkennen. Je weiter ventralwärts die Schnitte vordringen, um so dicker wird die Vagusplatte, was ausschließlich durch die sensible Zellmasse bewirkt wird, da die mediale motorische Lamelle genau so breit bleibt, wie sie vorher war, und keinen Faserzuwachs erfährt. Die Gangliemmasse dehnt sich auch weiter nach hinten aus.

Die Fasermasse der Placoden tritt jetzt vorn allmählich aus dem Verbande des Ectoderms heraus, wenn man weiter ventral gelegene Schnitte ins Auge fasst; man erkennt dann, dass diese Fasern an ihrem vorderen Ende vielfach in die Gangliemmasse umbiegen. Gleichzeitig freilich nehmen sie auch an Zahl zu, da immer neue Bezirke des Ectoderms dieselbe Differenzirung durchmachen, Zellen abgeben, Fasern herstellen und auch histolytische Elemente abstoßen. Oft lösen sich ganze Klümpchen Ectodermzellen aus dem Verbande desselben heraus und fügen sich dem nach hinten wachsenden Faserzuge an; es muss indess betont werden, dass nirgends eine einzelne Faser oder gar ein Bündel von Fasern gleichmäßig caudalwärts vordringend unterschieden werden kann. Dagegen sieht man, wie diese abbröckelnden Partien des Ectoderms oft Querbrücken zu den Ganglien bilden, und wie gleichzeitig ihre vorderen und hinteren Faseranfänge im Ectoderm stecken bleiben.

Die charakteristische Verdickung des Ectoderms, welche jeder Nervenzell- und Faserbildung vorausgeht, schreitet derweil caudalwärts hinter der Kiemenregion weiter fort und ist bereits auf die Höhe der Somite *x* und *y* gelangt. Etwas langsamer folgt die Auflösung des epithelialen Zellverbandes dieser verdickten Partie durch

Auflockerung der mehr nach innen liegenden Zellen als Vorstadium zur Faserbildung. Je weiter ventralwärts, um so kleiner wird nun die Vagusplatte, da sich ihre einzelnen Ganglien isoliren. Der übrig bleibende Theil behält aber die Beziehungen zum Ectoderm unverändert bei, und noch von dem letzten und hintersten Theil der Vagusplatte gehen Fasern in das Ectoderm oder aus dem Ectoderm in die Platte und setzen die Bildungen fort, die hier beschrieben wurden.

Wie diese Bildungen caudalwärts fortschreiten und aus sich den N. lateralis erzeugen, so entstehen aus den Ectodermabschnitten, aus denen die Ganglien des vorderen Theils der Vagusplatte und des Glossopharyngeus hervorgegangen sind, Formationen, welche auf die gleiche Weise aus dem Ectoderm sich differenziren und zu den Schleimcanalnerven sich ausbilden, welche hinter dem Ohre sich ausbreiten. Ich habe in der früheren 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienzelle« an Ästen des Facialis den Process, welcher die Bildung solcher sensorischen Nerven zum Resultat hat, sehr eingehend beschrieben und kann die damals gemachten Angaben heute durchaus bestätigen, wie die folgende 20. Studie darlegen wird. An dieser Stelle gedenke ich nicht weiter darauf einzugehen, will aber die Bildung des N. lateralis im nächsten Abschnitt eingehender besprechen und wende mich desshalb zu der Darstellung der

B. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Mustelus vulgaris*.

Bei *Mustelus*-Embryonen wird keine Spur von Überresten von Vagusspinalganglien mehr gefunden, auch habe ich nirgends eine so bestimmte Abtrennung der hintersten Partie der Vagusplatte und der aus ihr hervorgehenden Nervenfasern gesehen, wie sie bei *Torpedo ocellata* fast Regel ist und auf pag. 92 beschrieben, auf Taf. 8 Fig. 4—6 abgebildet ward. Dafür aber zeigen sich sehr lehrreiche Varianten in der Ausbildung der lateralen Vagusganglien und ein sehr prononcirtes autochthones Wachsthum des Lateralis selbst innerhalb der ectodermalen Verdickung der Seitenliniengegend.

Die Beschreibung der wesentlichen Processe beginne ich mit einem Stadium von 9 mm Länge, Embryo XXVII 348. Bei diesem Embryo ist die Glossopharyngeus-Vagusplatte an ihrer dorsalsten Partie dem Medullarrohr dicht angelagert, es bestehen aber keine

Plasmaverbindungen weder aus der Zeit der ursprünglichen Entstehung der Ganglienleiste, noch durch bereits eingetretenes Aus- oder Einwachsen von Fasern aus der Vagusplatte resp. aus dem Medullarrohr. Auf dem Horizontalschnitt sieht man, wie die Platte auch bei *Mustelus* im Großen und Ganzen aus zwei einschichtigen Lamellen besteht, welche aber besonders an den dorsaleren Abschnitten theils wirklich, theils scheinbar mehrschichtig sind, da ihre Lagerung nicht senkrecht sondern schräg nach oben und innen gerichtet ist, ein Schnitt somit mehrere Schichten trifft. Man kann also auch bei *Mustelus* eine laterale und mediale Lamelle unterscheiden, und es kommen auch bei ihm Plasmabrücken zwischen beiden vor; besonders an der dorsalen Glossopharyngeuspartie ist die Platte umfangreicher, als an der hinteren eigentlichen Vagusgegend. Nach sechs $7^1/_2$ μ dicken Schnitten unter der höchsten Kuppe sieht man die Anfänge von Verbindungen zwischen der Vagusplatte und dem Medullarrohr, und nach der Gestalt der conischen Erhebungen der medialen Lamelle zu urtheilen, sind es plasmatische Ausflüsse der letzteren, welche sich in das Medullarrohr begeben und diese Verbindungen bilden. Einige Schnitte weiter ventralwärts theilt sich die Platte in ein vorderes, kleineres Stück für den Glossopharyngeus und ein beträchtlich größeres für den eigentlichen Vagus, und auf derselben Höhe wird auch hinten die Verbindung zwischen der Vagusplatte und der eigentlichen Spinalganglienleiste unterbrochen, so dass die drei Theile nun isolirt da liegen. Die Glossopharyngeusplatte verdünnt sich dabei nach wenigen Schnitten so sehr, dass man Mühe hat, sie überhaupt inmitten der Bindegewebselemente zu sehen: auf mehreren Schnitten besteht sie auf dem Querschnitt nur aus 3—5 Zellen; diese Zellen sind in einer concaven Vertiefung der Cutislamelle des Somits *s* gelagert (wobei man sich zu erinnern hat, dass das Somit *s* bei *Mustelus* zufolge der Verschmelzung der Occipitalsomite etwa den Somiten *r* und *q* der *Torpedo*-Somite entspricht!), und sowohl vor als hinter dem dünnen Stamme des noch gänzlich faserlosen Glossopharyngeus geht diese Cutislamelle an das Ectoderm, um daselbst die Bildungszellen der Cutis zu deponiren. Nach 5 oder 6 weiteren Schnitten fängt der Durchmesser des Glossopharyngeus wieder an zuzunehmen: es sind Elemente der zugehörigen Lateralis-Ectodermwucherung, welche, von den Placoden des Ectoderms dorsalwärts gewandert, die eigentlichen Elemente des Glossopharyngeusganglion und der ihm zugehörigen sensibeln Fasern liefern. Nach wenigen Schnitten zähle ich bereits 40 Zellen auf dem Quer-

schnitt, nach weiteren drei Schnitten beinah die doppelte Zahl, zugleich sieht man die Verbindung des Glossopharyngeus mit dem Ectoderm und den gleichzeitigen Austritt von weiteren Zellen aus letzterem in den Verband des Nerven. Noch einige Schnitte weiter ventralwärts erscheint der Glossopharyngeus als compacte Zellmasse, dann zerbröckelt diese Masse, und man gewahrt nur noch Bruchstücke neben dem Ectoderm des Visceralbogens, aus dem indessen noch fortgesetzt Zellen sich loslösen, um zu Nervenzellen zu werden. Ob Zellen der medialen Lamelle sich bereits so weit ventralwärts begeben haben, um neben der Masse der lateralen Elemente sich geltend zu machen, kann ich nicht feststellen, neige aber zu der Ansicht, dass dieselben noch nicht so weit ventralwärts gelangt sind. Auch an den gleich zu besprechenden Abschnitten der eigentlichen Vagusplatte vermag ich keine medialen — also motorischen — Elemente neben den beträchtlichen Massen der Lateraliselemente zu unterscheiden.

Die eigentliche Vagusplatte verschmälert sich von vorn nach hinten auf jedem weiteren, ventralwärts gelegenen Schnitte, da sie caudalwärts durch das Umfassen seitens des Somits *u* und frontalwärts durch das schräg nach hinten gerichtete Wachsthum der ganzen Platte eingeengt wird. Sie liegt jetzt dem Ectoderm ziemlich dicht an und zeigt bereits die ersten Elemente aus den Wucherungen des Ectoderms, während gleichzeitig auf der Innenseite der medialen Lamelle, zwischen ihr und dem Medullarrohr die Kuppen der Somite *u* und *t* erscheinen. Einige Schnitte weiter zeigen sich die bereits oben erwähnten Wucherungen der Cutislamellen dieser beiden Somite: sie dringen seitlich gegen die Vagusplatte vor und sondern zunächst den vordersten Theil derselben von dem Haupttheil — wodurch das 1. Ganglion des Vagus isolirt wird. Auch der Rest der Platte zeigt eine weitere Theilung zunächst in drei Abschnitte; gerade gegen diese Trennungspunkte richten sich die Spitzen der Cutiswucherungen des Somits *u* — wodurch offenbar eine weitere Instanz für die Wahrscheinlichkeit der Hypothese geliefert wird, dass diese großen Occipitalsomite durch Verschmelzung aus mehreren kleineren zu Stande kommen, die größere Zahl der Occipitalsomite von *Torpedo* aber primitiverer Gestaltung entspricht. Klümpchen von Ectodermzellen lösen sich aus dem Verbande des letzteren ab und wandern an die Vagusplatte, eben so wie an den bereits ganz von ihr getrennten 1. Vagusast, während das benachbarte Ectoderm selbst in offenbarer starker Zellzunahme sich befindet, und die

Verdickung desselben caudalwärts bis zur Querebene des Somits *w* vorgedrungen ist.

Faserbildung habe ich bei diesem Embryo nicht wahrgenommen; wohl aber habe ich bei einem gleich alten Embryo, der in Querschnitte zerlegt war, eine Anzahl von Fasern aus dem Medullarrohr in die Vagusplatte austreten sehen. Sie waren durchaus vereinzelt und ihrer Lage nach motorischer Natur (XXVII 211).

An einem Embryo von 10 mm Länge, XXVII 99, ist die Zunahme aller Elemente der medialen motorischen Lamelle sowohl, als ganz besonders der Lateralis-elemente der späteren Ganglien hervorzuheben. In Folge dessen ist auch ein starker Gegensatz in der äußeren Erscheinung der medialen Lamelle und der lateralen Elemente zu erkennen. Dorsalwärts ist erstere mehrere Schichten stark, weiter ventralwärts, wo die Placodenzellmassen schon sehr starke Ausdehnung angenommen haben, und wo man bei dem vorigen Embryo keine Spur der medialen Lamelle mehr unterscheiden konnte, sieht man bei diesem Embryo eine deutliche, aber nur eine Zelle starke Lamelle beträchtlich weiter hinabsteigen. Und da die mediale Lamelle senkrecht, die lateralen Zellmassen aber durchweg schräg von unten und hinten nach oben und vorn gerichtet sind, so ist auf dem Horizontalschnitt die Grenze beider sehr deutlich. Leider sind die mir vorliegenden Schnitte zu stark gefärbt und zu dick, um mich darüber zu vergewissern, ob in den Zellen der medialen Lamelle bereits ein Anfang zur Faserbildung gemacht ward.

In der Masse der lateralen Elemente prägt sich die Längsrichtung der Zellkörper aus — ob hier bereits Faserbildung im eben erörterten Sinne stattgefunden hat, vermag ich wiederum nicht zu sagen. Jedenfalls aber geht die Wucherung in den Placoden, den Quellgebieten der Ganglien, mit Energie weiter, und außer dem Glossopharyngeus haben sich Vagus I und II auf das deutlichste isolirt und wachsen selbständig durch Zunahme aus dem Visceralbogenectoderm ventralwärts weiter.

An einem anderen, gleichfalls 10 mm langen Embryo XXVII 102 sehe ich auf einem etwas günstiger geführten Schnitt, dass in der That weder in der medialen Lamelle noch in den lang ausgezogenen Zellen der lateralen Massen eine Differenzirung zur Faserbildung Platz gegriffen hat: nur bemerkt man an letzteren, dass das Plasma der einzelnen Zellen nach oben und unten spindelförmig in die Länge gezogen ist und rasch zu einer Faser sich auswachsen wird. Die mediale Lamelle hat sich — wohl auf künstlichem Wege —

vielfach von den lateralen Massen abgelöst und wird dadurch noch leichter unterscheidbar. Auch ist sie bei diesem Embryo schon an den Glossopharyngeus- und Vagus I-Stämmen auf dem Schnitt leicht als ein der hinteren inneren Seite angelagerter kleiner Vorsprung zu finden. Ventralwärts machen sich wieder für alle ursprünglichen Componenten der Vagusplatte die Wucherungen des Ectoderms auf das stärkste als ausschließlicher Factor ihrer weiteren Ausdehnung geltend.

Hier schalte ich einige Beobachtungen ein, welche ich über die Frage der Faserbildung in der medialen Lamelle an Querschnitten einiger *Mustelus*-Embryonen gemacht habe.

Prüft man, um zur Klarheit über den Ursprung der Faserbildung im Innern des Medullarrohrs sowohl, wie der Vagusplatte zu kommen, außer Horizontalschnitten auch Querschnitte gleicher Stadien, so erfährt man, dass ähnlich wie bei *Torpedo* schon bei *Mustelus*-Embryonen von 7—8 mm Länge eine Differenzirung der Zellen des Medullarrohres eintritt, und dass hellere, runde Kerne und durch Carmin rosa gefärbtes Plasma in den Seitentheilen, dem Randschleier der beiden Medullarplatten sich ansammeln und daselbst ähnliche Lagenveränderungen vornehmen, wie bei *Torpedo*. Der wesentlichste Unterschied beruht nur auf der Quantität, da bei *Torpedo*, zufolge der gewaltigen Ausbildung der electrischen Organe und ihrer Nerven, ein sehr viel größerer Bezirk der Medullarplatten zur Production der Seitenhornfasern in Anspruch genommen wird, was sich auch in der besonderen Ausbildung des Lobus electricus ausspricht, der natürlich nichts Anderes ist, als ein außerordentlich stark entwickelter Theil des Wurzelgebiets eben dieser Seitenhornfasern. Die so aus dem Bereich der Vorderhörner herausdifferenzirten und hervorgewanderten Medullarzellen gehen im Randschleier bis hinauf an die Berührungsstelle des Medullarrohres mit dem Gipfel der Vagusglossopharyngeusplatte, so dass man ihre Längsachse schräg von oben nach unten resp. dorso-ventralwärts gerichtet sieht. Wie ich schon oben sagte, zeigen sich bei Embryonen von 7—8 mm bereits einzelne wenige Faserbrücken zwischen Medullarrohr und Vagusplatte, deutlicher werden dieselben bei einem Embryo von 9—10 mm. Man geräth aber bei der Prüfung dieser Verhältnisse immer wieder in erneute Zweifel, ob die Zellen der medialen Lamelle der Vagusplatte an der Ausbildung der Fasern unmittelbaren materiellen Antheil haben. Wo man die Fasern aus dem Medullarrohr in die Vagusplatte übertreten sieht, bildet letztere

förmlich eine entgegenkommende Vorwucherung, als wüchsen ihre Zellen dem Medullarrohr entgegen, um die aus demselben hervorbrechende Faser nicht nur aufzunehmen, sondern ihr entweder weiteres Bildungsmaterial oder bereits plasmatisch differenzirte Fasertheile zur Verschmelzung entgegen zu bringen. Aber die noch rein plasmatische Natur der Faserbrücke zwischen Medullarrohr und Vagusplatte macht es sehr schwer, festzustellen, ob eine autochthone Differenzirung der Vagusplattenzellen stattfindet, oder ob die Faser aus dem Medullarrohr in das Zellgebiet der Vagusplatte übergeht und innerhalb derselben sich weiter schiebt. Für die principielle Frage von dem uranfänglichen Zusammenhange des Nerven mit seinem Endorgane und die geltend gemachten theoretischen Schwierigkeiten, wie man sich vorstellen solle, dass eine auswachsende Nervenfaser ihren Weg zu dem ihr zugehörigen Endorgane — also hier einem Kiemenmuskel — fände, würde jeder dieser beiden Modi sein Missliches haben, da in dem einen Falle die Faser im Vorderhorn entsteht und durch den ganzen Randschleier des Medullarrohres so wie durch die ganze Länge der medialen Lamelle der Vagusplatte hindurch wachsen müsste, ehe sie zu den Zellen der Seitenplatten gelangen kann, aus denen die Kiemenmuskulatur hervorgeht, während in dem anderen Falle die Sache noch complicirter würde durch den Ursprung der Faser im Vorderhorn und ihre Weiterbildung durch Zellen der Neuralleiste, welche von der dorsalsten Stelle des Medullarrohres resp. des Ectoderms her ihren Anfang nehmen und erst ganz allmählich so weit ventralwärts wachsen, um mit den Seitenplatten in Contact zu gerathen. Wenn aber argumentirt werden sollte, dass eine autochthone Faserbildung eines Muskelnerven innerhalb der medialen Lamelle der Vagusplatte und seine nachträgliche Verbindung mit einer anderen Faser, die im Innern des Medullarrohrs aus Elementen des Vorderhorns entstanden ist, undenkbar sei und unseren Anschauungen durchaus widerspreche, so glaube ich, dass bei der gegenwärtig in fast völligem Umbau begriffenen Lehre von der Structur des Nervensystems unsere Anschauungen wohl nicht so endgültiger Art sind, dass nicht ontogenetische Aufschlüsse ihre gründliche Umformung zur Folge haben könnten, und dass besonders die Entwicklung der Selachier Bausteine für andere Anschauungen liefern könnte, als sie gegenwärtig noch von vielen Neurologen als fester Besitz der Wissenschaft angesehen werden. In der folgenden Studie wird diese Frage ausführlicher abgehandelt werden. Wer die Bilder

aufmerksam prüft, welche durch Querschnitte von Embryonen von *Mustelus vulgaris* von 10 mm Länge geboten werden. Wer sieht, wie der dorsale Theil der Vagusplatte nur aus zwei neben einander liegenden Zelllamellen besteht, deren jede nur die Dicke einer Zelle aufweist, und wie die mediale Lamelle eine Plasmabrücke zum Medullarrohr bildet, welche durchaus wie eine Faser vor der Differenzirung ihres centralen hellglänzenden Cylinders erscheint; wie diese Faser sich eine Strecke weit in der medialen Lamelle verfolgen lässt, deren Kerne ihr in solcher Weise an- und eingefügt sind, dass sie als eine Einheit überall angesehen werden würden, wo immer man sie auffände — Der wird ganz von selbst auf die Vermuthung kommen, dass es sich hier um autochthone Faserbildung der Vagusplatte handle, die mit einer ähnlichen, eben aus dem Medullarrohr hervorbrechenden Faser sich verbunden hat.

Ob dem wirklich so sei, bleibt eine Frage, welche ich hier weder zu bejahen noch zu verneinen unternehme: meine Absicht ist nur, einen neuen Gesichtspunkt für das Zustandekommen der motorischen Seitenhornfasern vorzuführen, zu dem mir Beobachtungen an Haifischembryonen die Veranlassung gegeben haben.

Ich fahre nun fort in der Darstellung der Horizontalschnitte.

Auf einem 12 mm messenden Embryo XXVII 350 erkennt man nun schon mit Deutlichkeit, dass in der medialen Lamelle eine Differenzirung im Plasma der Zellen begonnen hat, und gewahrt, dass zwischen der Glossopharyngeusplatte und dem Medullarrohr eine secundäre, aber zugleich definitive plasmatische Verbindung eingetreten sei, die zunächst den Eindruck netzartiger Verflechtung macht. Von der Vagusplatte aus gehen plasmatische, kegelförmige Vorsprünge auf ihrer ganzen Länge gegen das Medullarrohr zu — offenbar der Ausdruck der oben nach Querschnitten beschriebenen Vorwucherung. Aus ihnen gehen plasmatische Brücken zu dem benachbarten Medullarrohre. Nun ließen sich diese Brücken wiederum ja auch umgekehrt als Producte auswachsender Medullarfasern in die Vagusplatte deuten. Dann müsste man aber annehmen, dass die Fasern bei ihrem Auswachsen aus dem Medullarrohre eine Art von Attraction auf das Plasma der Vagusplattenzellen ausübten, die bewirkt, dass es sich kegelförmig erhebt und den Medullarfasern entgegenwächst. Es ließe sich aber auch vielleicht annehmen, dass beim ersten Einwachsen der Fasern des Medullarrohres in die Vagusplatte gleich eine so feste plasmatische Verbindung entstünde, dass bei Einwirkung der Conservirflüssigkeit,

die eine Trennung der Vagusplatte von dem Medullarrohr zur Folge hätte, die Berührungspunkte sich etwas ausziehen, so dass nachträglich diese plasmatischen Kegel der Vagusplatte entstünden. Viel Wahrscheinliches hat das nicht; es wäre viel begreiflicher, wenn die auswachsenden Fasern einfach abrissen. Es bliebe noch übrig, diese Plasmakegel der Vagusplatte als den ersten Anfang der in das Medullarrohr einwachsenden sensiblen Wurzelfasern anzusehen, die erst später zur eigentlichen Faserbildung gelangten: dem wäre aber entgegen zu setzen, dass die plasmatischen Brücken an der hintersten Partie der Vagusplatte ganz genau so entstehen, wie die vorderen, dass aber an den hinteren Theilen gar keine sensiblen Fasern in das Medullarrohr einwachsen, wo vielmehr nur die Seitenhornfasern des Accessorius bestehen, die sich genau so verhalten, wie die anderen motorischen Kiemennerven. Glänzende Cylinder sind in diesen rein plasmatischen Brücken noch nicht zu sehen — und Wer unbefangen auf dieselben blickt, wird es vielleicht vorziehen, die activen Elemente der kegelförmigen Erhebungen in das Plasma der Vagusplatte zu verlegen, nicht in die Attraction der ihm entgegen wachsenden Fasern.

In den lang ausgezogenen, spindelförmigen Zellen der lateralen Elemente der Glossopharyngeus- und Vagusganglien vermag ich nur erst hier und da Cylinderbildung zu constatiren, so dass also wohl auch bei *Mustelus* die motorischen Fasern sich früher ausbilden, als die sensiblen, oder aber die letzteren innerhalb der Placodenzellen früher, als in den ihnen angelagerten Zellen der Ganglienleiste. Auf dem Querschnitte des Glossopharyngeus hat der motorische Abschnitt sich als eine halbrunde, vorspringende Partie herausgebildet, die aber weiter ventralwärts in den Gesammtverband des Nerven wieder übergeht und dann an der inneren hinteren Seite gelagert bleibt. Das Ganglion des Glossopharyngeus — wenn man den Haufen noch undifferenzirter Zellen so nennen will — fängt jetzt aber an, sich mit seinem Haupttheil vom Ectoderm langsam zurückzuziehen; nur an einer bestimmten Stelle bleiben Zellen bestehen, welche den dorsalen Zusammenhang auch weiterhin aufrecht halten. Von ihnen aus nimmt in den folgenden Stadien die Bildung des Schleimcanalastes des Glossopharyngeus ihren Anfang (vgl. 17. Studie). Ventralwärts weicht, wie gesagt, das Ganglion anfänglich vom Ectoderm zurück, aber auf tieferen Schnitten ist es immer noch damit verbunden und empfängt fortgesetzt Zellzuwachs. Vom motorischen Theil der Nerven ist ventralwärts vom Schleim-

canalast noch nichts wahrzunehmen, eben so hört auch an der eigentlichen Vagusplatte die mediale Ganglienleistenlamelle unterhalb der Placodenzellmasse auf, und weder undifferenzirte Zellen noch gar Fasern der motorischen Seitenhornnerven sind nachzuweisen — ein Umstand, auf den ich mit besonderem Nachdruck hindeute.

Hinter den letzten Elementen der Vagusplatte, also auch hinter der bisher letzten Kiemenspalte, setzt das Ectoderm seine Verdickung fort, sondert aber zunächst die entstandenen neuen Zellen nicht aus; diese Zellen bleiben vielmehr im Ectoderm liegen und bilden eine plasmareiche, nach innen gerichtete Vorwölbung. Wir werden im nächsten Stadium sehen, dass es sich dabei um die Vorbereitung zur Bildung eines weiteren Vagusganglions handelt.

Der 11 mm Länge messende Embryo XXVII 353 lässt die plasmatische Verbindung der Vagusplatte mit dem Medullarrohr sehr deutlich hervortreten, und an verschiedenen Schnitten gewinnt man wiederum den Eindruck, dass zur Herstellung dieses Zusammenhangs die mediale Lamelle der Vagusplatte selbständig beiträgt. Es sind aber auch hier noch rein plasmatische Brücken, die den Zusammenhang bilden, und eine Sonderung in hellglänzende Cylinder ist innerhalb dieser Brücken noch nicht oder nur an wenigen Stellen wahrzunehmen. Die Fortschritte der sensibeln Sphäre bestehen in der weiteren Ausdehnung ventralwärts gerichteter Ectodermwucherungen an jedem einzelnen Visceralbogen, ferner der dorsalwärts gerichteten Zell- und Faserbildung der Schleimcanaläste des Glossopharyngeus und der vorderen Vagusganglien, sowie schließlich in der caudalwärts gerichteten Ectodermwucherung der Seitenlinie resp. des Mutterbodens des N. lateralis, in den die Schleimcanaläste der mittleren Vagusganglien schräg einmünden. Die Differenzirung des Lateralis schreitet in derselben Weise fort, wie wir sie bisher kennen gelernt hatten: es lösen sich eine Menge Ectodermzellen aus dem Verbande der übrigen los — ihr Plasma vergrößert sich, streckt sich schräg und horizontal, einzelne Klümpchen dieser Masse wölben sich nach innen vor, treten sogar ganz aus dem Ectoderm heraus, und die Faserbildung setzt dieselben mit den hinteren Vagusganglien in Verbindung, so dass man die Lateralisfasern später direct aus dem Ectoderm in die Vagusganglien übergehen sieht. Die motorischen Seitenhornelemente, seien es Fasern oder Zellen der medialen Ganglienleistenlamelle, sind ventralwärts erst auf der Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplattenelementen angekommen.

An dem 16 mm messenden Embryo XXVII 356 ist die plasmatische Verbindung der dorsalen Partie der Vagusplatte mit dem Medullarrohr fast auf der ganzen Länge zu Stande gekommen, und auch bei diesem Embryo lassen die Schnitte durchaus darauf schließen, dass die Plasmabrücken aus der Vagusplatte in das Medullarrohr eindringen, ja oft macht es den Eindruck, als ob das Plasma mehrerer Zellen der Vagusplatte an das Medullarrohr sich andrücke, ohne hineindringen zu können, niemals aber habe ich auf diesen Stadien Plasmavorsprünge des Medullarrohrs sich spitz gegen die Vagusplatte richten sehen — wie es doch bei dem Hervorsprossen der ventralen Spinalwurzeln aus dem Vorderhorn meistens der Fall ist. Man erkennt jetzt auch an den älteren, vorderen Plasmabrücken den Fortschritt der Differenzirung durch die Bildung des glänzenden Innencylinders, der nun seinerseits in das Innere des Medullarrohrs hinein verfolgt werden kann.

An dem Medullarrohr selbst beobachtet man die allmähliche Zunahme der sog. weißen Substanz, die durch das Auswachsen und Aneinanderlagern der Medullarzellen und ihres Plasmas zu Stande kommt, in welchem sich allem Anscheine nach genau so, wie innerhalb der peripherischen Ganglien- und Nervenanlagen, die hellglänzenden Cylinder als Anfang der Faserbahnen bilden. Fasst man auf dem hier behandelten Stadium die weiße Substanz genau ins Auge, so erkennt man unschwer dieselben Plasmamassen, dieselben hellen längs- oder quer getroffenen Cylinder, wie in der Vagusplatte, nur finden sich verschieden gerichtete Fasersysteme durch einander laufend, wodurch es schwierig wird, den Ursprung und die Richtung der einzelnen gesondert zu verfolgen. Die große Masse der Medullarzellen, in denen noch keine deutlichen — unbeschadet der etwa bereits angebahnten, aber nicht erkennbaren — Differenzirungen erfolgt sind, scheinen in radialer Richtung vom Centralcanal gegen die Peripherie gewendet zu sein — auf der ganzen centralen Hälfte des Medullarrohrs und darüber hinaus sieht man nur über einander liegende Zellen und Kerne, welche etwaige Faserbildung verdecken — die letztere erkennt man erst auf dem peripherischen Drittel als schräg oder quer geschnittene Fasern und nur auf der äußersten Peripherie als vielfach durch einander geflochtene aber auch auf langen Strecken parallel gerichtete Längsfaserbündel, zwischen welchen eine Anzahl nicht mehr radial gerichteter Zellkerne zu erkennen sind.

Die weitere Differenzirung der Vagusplatte spricht sich zunächst

in ihrer immer weiter schreitenden Gliederung in einzelne Ganglien aus, welche in die zugehörigen Visceralbogen weiter und weiter hineinwachsen. Die mediale Lamelle trennt sich dabei in ihre späteren Äste, welche sich in immer deutlicherer Weise von dem zugehörigen lateralen Placodenabschnitt abheben und als besonderes Faserbündel hinten und innen von den sensibeln Fasern und den massenhaften Zellen, die später zu Ganglienzellen werden, abwärts verlaufen. Man erkennt die der medialen Lamelle angehörigen Fasern an der verschiedenen Richtung, in welcher sie durch die Horizontalschnitte getroffen sind; die sensiblen Wurzelbündel sind horizontaler gerichtet, als die motorischen Fasern; neben den auf den tiefer liegenden Schnitten getroffenen späteren Ganglienzellen sind die motorischen Fasern durch ihr gleichmäßiges Plasma, das nur von einigen quer geschnittenen Kernen begleitet wird, leicht von den Ganglien und sensiblen Fasern zu unterscheiden, und bei ihrem ventralen Weiterwachsen sind die vorderen, d. h. die motorischen Glossopharyngeus- und die vorderen motorischen Vagusfasern bereits an der vorderen Peripherie der zu Muskelschläuchen der Kiemenbogen angeordneten Zellen der Seitenplatten angelangt.

Die lateralen Zellmassen ihrerseits gestalten sich immer mehr spindelförmig; allmählich aber macht sich auch bei ihnen ein Unterschied in der äußeren Gestalt geltend, welcher vielleicht die Differenzirung der eigentlichen Nervenzellen von denjenigen, welche Ganglienzellen werden sollen, betrifft. Die ersteren haben lang gestreckte Kerne, die denen der motorischen Fasern durchaus gleichen, während die anderen zwar oval und nach beiden Seiten zugespitzt erscheinen, aber doch nicht zu Fasern sich umgestalten. Welche qualitativen Unterschiede sich sonst noch in der äußeren Erscheinung des Plasmas und des Kerns feststellen lassen, bedarf einer sorgfältigeren Untersuchung, auf die ich an dieser Stelle nicht eingehen kann.

Wichtig aber ist es, auf den Übergang der Fasern der Vagusganglien in die Bahn des eigentlichen Lateralis zu achten und die Processe zu verfolgen, die sich im Innern der Ectodermwucherungen abspielen, um die Lateralisbildung zu vervollständigen.

Auf der Höhe des Somits *w* erscheint das Ectoderm in diesem Stadium in lebhafter Zellvermehrung. Während es auf dem Horizontalschnitt neben dem Somit *r* nur einschichtig ist, aber freilich lange cylindrische Zellen aufweist, die sehr nahe an einander gerückt sind, und während es außerhalb des Bezirks der zukünftigen Seiten-

linie resp. der bis auf eine gewisse Entfernung caudalwärts bereits vorgeschrittenen Umformung zur Lateralisbildung nur aus einer doppelten Lage pflasterförmiger, abgeplatteter Zellen besteht, zeigt sich neben dem Somit *w* eine Vermehrung der Zellen, welche in einander geschachtelt und in einer gewissen nach innen gerichteten Wölbung so gelagert sind, dass derselbe Schnitt mehrere neben einander liegende Zellschichten trifft. Die Partien des Ectoderms, aus welchen die Seitenlinie und der Lateralis hervorgehen, zeigen nämlich eine Vertiefung nach dem Inneren des Körpers, so dass auf dem Querschnitt eine Art flachen, nach außen offenen Halbcanals erscheint, dessen Wandung eben die zelligen Elemente bilden, deren Wucherung den Lateralis erzeugt. Diese halb canalartige, aus Cylinderepithel bestehende Vertiefung wächst langsam caudalwärts weiter und geht bis an das Ende des Körpers. Die Wandungszellen dieser Halbrinne liefern das Plasma, aus welchem der weitere Aufbau des Lateralis erfolgt, der auf dem nächsten Schnitt mit plasmatischen Ausläufern der letzten Vaguszellen sich in das Ectoderm hinein erstreckt und gleichzeitig noch Fasern in Empfang nimmt, welche von dem vorletzten Vagusganglion und aus dem neben diesem liegenden Ectoderm caudalwärts gerichtet sind. Alle diese Fasern gehen in die Bahn des Lateralis ein, die somit bereits einen recht beträchtlichen Umfang resp. Durchschnitt besitzt. Sie ist auch nicht mehr in ihren ersten Stadien, denn die Umwandlung des Ectoderms zur embryonalen Seitenlinie d. h. des das Ectoderm bildenden einfachen Pflasterepithels zu Sinneszellen, durch deren Wucherung und Vermehrung Nervenzellen gebildet werden, hat bereits eine Strecke von weiteren acht bis neun Somiten zurückgelegt, und auf dieser ganzen Strecke sieht man neben den stark vergrößerten Kernen der Ectodermzellen und auf ihrer Innenseite die Längsfasern des Lateralis, begleitet von länglichen Kernen und durchmischt mit runden Kernen, welche offenbar Zellen entstammen, die sich eben aus dem Verbande der Epithelzellen, d. h. also der Sinneszellen der Seitenlinie, losgelöst haben und ihrerseits noch Fasern bilden werden oder eben gebildet haben. Besonders zahlreich sind diese abgelösten Zellen auf der inneren Grenze der Lateralisformation, wo die länglichen Kerne oft in fortlaufender Reihe, die rundlichen aber in einzelnen Häufchen zu erkennen sind. Die Verdickung des Ectoderms, also die Umwandlung seines Pflasterepithels zu Sinnes- und Nervenzellen, geht immer am intensivsten an dem hinteren Ende der caudalwärts fortschreitenden Seitenlinien-

formation vor sich, wobei es zu einer auffallenden Erscheinung des embryonalen Lebens kommt.

Während nämlich anfänglich die Umwandlung der Ectodermzellen zu Sinneszellen ohne irgend welchen Substanzverlust vor sich geht, und die vorhandenen Ectodermzellen aus ihrer einfachen pflasterförmigen Epithelform zu dem cylindrischen Epithel der Schleimcanalanlagen sich umgestalten, geht dieser Process, sobald er über den Bereich der Kiemenregion auf den eigentlichen Rumpf sich fortpflanzt, in anderer Weise vor sich. Die bereits zu Sinnesepithel umgewandelten Ectodermzellen vermehren sich dann an dem hinteren Ende der ganzen Anlage sowohl nach hinten, wie nach oben und unten zu, so dass das Hinterende der caudalwärts fortschreitenden Seitenlinie oder Lateralisformation wie keulenförmig angeschwollen erscheint und sich wie eine Art Einstülpung unter das doppelschichtige Pflasterepithel des Ectoderms nach hinten vorschiebt. Ob dabei dieses Pflasterepithel sich noch z. Th. weiter an der Umwandlung zu Sinneszellen betheiligt, will ich nicht in Abrede stellen — jedenfalls aber löst sich ein beträchtlicher Theil desselben, unter den sich die Einstülpung der Lateralisformation caudalwärts schiebt, vom Körper des Embryos ab und bildet eine Tasche, deren Boden sich immer weiter nach hinten erstreckt, deren Anfangstheil aber langsam der Auflösung verfällt. Auf Horizontalschnitten sieht man diese Tasche auf ihrer dem Embryo zugewendeten Seite aus dem wuchernden Sinnesepithel und dem daraus sich bildenden Lateralis bestehend, während ihre äußere Wandung durch die gefaltete umgedrehte Tasche des ursprünglichen Ectoderms gebildet wird, das somit doppelschichtig erscheint, jede Schicht aber wiederum aus den beiden Zelllagen gebildet, die von Anfang an das Ectoderm herstellen. Je weiter caudalwärts die Lateralisbildung vordringt, je tiefer also die Ectodermtasche wird, um so mehr lockert sich das vordere Ende ihrer äußeren Wandung und geht histolytisch oder durch Spalt- und Rissbildung zu Grunde. Eben so löst sich die obere und untere Verbindung der äußeren Taschenwand mit dem caudalwärts wachsenden Sinnesepithel der Seitenlinie allmählich ab, und letztere liegt frei da (Taf. 14 Fig. 3, 5, 6, 11 *Z*).

Dieser Process der Bildung der Seitenlinie ist natürlich längst bekannt und beschrieben; ähnliches Auflösen oder Abstoßen von Zellen der äußeren Ectodermlage findet sich, wenn auch in geringerem Umfange, auch an den Schleimcanälen des Vorderkopfes: wenn ich hier indess noch einmal darauf hinweise, so geschieht es,

um besonderen Nachdruck auf die Bildung und das Wachsthum des Lateralis zu legen, dessen histogenetische Bildung unter dem principiellen Gesichtspunkt der Nervenentstehung, dessen morphologische Bedeutung aber vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus von hoher Bedeutung sind. Am wichtigsten sind dabei die Vorgänge, welche sich an der caudalwärts weiter fortschreitenden, terminalen Kuppe der ganzen Formation ereignen; ihre genaue Beobachtung ist von ausschlaggebender Bedeutung. Am letzten Ende der Kuppe sieht man nur schräg nach hinten und innen gerichtete, stark anschwellende, an Umfang des Kerns und des Plasmas zunehmende Ectodermzellen, die sich zu Sinneszellen umgestalten. Dabei zeigen sich zahlreiche Mitosen, meist an der Außenseite des bereits bestehenden Sinnesepithels gelegen, nach innen drängen sich die cylinder- und pfriemförmigen Zellen durch einander, eine beträchtliche Zahl derselben hat sich schon aus dem Verbande des Epithels auf die innere Seite herausgeschoben und liegt ohne wahrnehmbare Plasmaumgrenzung da. Diese nach innen vorgeschobenen Zellen nehmen auf den dem caudalwärts wachsenden Ende der ganzen Formation voraufgehenden Abschnitten eine anfänglich schräge, aber, je weiter frontalwärts, um so mehr längsgerichtete Lage an, und es ist nicht schwer, in ihnen diejenigen Zellen zu erkennen, deren Plasma das Material für den caudalwärts weiter wachsenden Nerven abgiebt — gleichzeitig aber sieht man auch, wie das Plasma einer Anzahl von Zellen, deren Kern vertikal auf die Körperlängsachse gerichtet ist, sich schräg richtet und sich in den Verlauf der sich bildenden Plasmafasern des Nerven einfügt. An der terminalen Kuppe der ganzen Anlage erscheinen die Plasmamassen noch ohne irgend welche Gliederung oder Formation, davor bemerkt man aber schon, dass Plasmabänder bestehen, welche innerhalb der Anlage der Länge nach gerichtet sind; weiter nach vorn erkennt man in diesen Plasmabändern oder -streifen die hellglänzenden Cylinder, und noch weiter nach vorn liegen bereits wellige Fasern, an denen kein Plasmarand erkennbar wird, wo also die Nervenfaserbildung bereits die größten Fortschritte gemacht hat. Unbeschadet dieser weiter vorgeschrittenen Differenzirung gewahrt man aber doch auch an diesen vorderen Abschnitten der Lateralisanlage, dass immer noch weitere Zuströme aus Ectoderm- und Vagusganglienzellen an der Ausbildung des Lateralisstammes sich betheiligen, so dass also selbst

auf Abschnitten, die bereits jene welligen Fasermassen (Taf. 14 Fig. 13) erkennen lassen, doch noch wieder neue Plasmabänder auftreten und ihre weitere Differenzirung durchmachen. Dies wird besonders durch die Gestalt der im Verlauf des Lateralis eingeschalteten Kerne deutlich: neben den bereits zu welligen Fasern ausgebildeten Abschnitten finden sich lange, stabförmige Kerne — wo aber neue Plasma- resp. Zellelemente zutreten, zeigen sich auch runde oder ovale Kerne, so besonders an der Peripherie des bereits deutlich umgrenzten Lateralisstammes und an seinem Anfang wie an seiner Verbindung mit den Vagusganglien. Es würde hieraus folgen, dass das Wachsthum des Vagus zwar hauptsächlich terminal geschieht, dass aber gleichzeitig auf der ganzen Strecke seiner bisherigen Bildung sich immer noch neue Ectodermzellen an seiner Zunahme und Ausbildung betheiligen, die bereits betheiligten aber durch Mitosenbildung sich noch weiter vermehren (Taf. 14 Fig. 5, 6, 11—13).

Dass dies in der That der Fall ist, lehrt z. B. die Betrachtung eines Embryos von 18,5 mm Länge XXVII 359, bei welchem der Lateralis nicht nur an Ausdehnung caudalwärts beträchtlich zugenommen hat, sondern auch im Durchmesser, also an Faserreichthum, stark gewachsen ist und auf der Höhe der Somite *v*, *w* und *x* eine große Anzahl von Zellen erkennen lässt, die offenbar ganz frisch aus dem wuchernden Ectoderm der Seitenlinie hervorgegangen sind und sich, sei es zur Faserbildung, sei es auch vielleicht zur Umgestaltung in eigentliche Ganglienzellen anschicken. Denn zur Ausbildung von Ganglienzellen schreiten jetzt sowohl die einzelnen Vagusganglien, wie auch die große, dorsal von ihnen als letzter Rest der gemeinsamen Vagusplatte liegen gebliebene, aus den Placoden herstammende Zellmasse, welche das eigentliche Ganglion des Lateralis bildet.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle die Einzelheiten der Umbildung einer solchen Ectodermzelle zur Ganglienzelle zu verfolgen. So weit ich den Process neben anderen, mir diesmal näher liegenden Gesichtspunkten habe verfolgen können, macht sich die Differenzirung zur Ganglienzelle erst dann geltend, wenn bereits eine Menge von Faserbildungen auch sensibler Natur vor sich gegangen sind. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass eine oder die andere dieser faserbildenden Zellen sich nachträglich zur Ganglienzelle gestaltet, wodurch dann in einer bereits bis zu einem gewissen Grade hergestellten

Faser aus der Reihe ihrer Componenten sich eine Zelle zum Primus inter pares herausbildet. Die Frage, welche ich schon in der 17. Studie behandelte, ob eine Ganglienzelle zur Nervenfaser auswüchse, würde sich also für die von mir an Haifischen beobachteten Vorgänge auch so formuliren lassen, ob eine der bereits faserbildenden Nervenzellen sich zur Ganglienzelle und damit zu einer Art von Centrum der aus zahlreichen, ursprünglich gleichberechtigten, die Faser herstellenden Ectodermzellen ausbilde und erhöbe. Da indessen die Anschauungen über Constitution, Function und Entstehung der Ganglienzellen, Nervenfasern und des gesammten Nervensystems in starker Gährung und Umwandlung begriffen sind, so will ich die Möglichkeit der obigen Auffassung nur andeuten, aber hier nicht weiter verfolgen, zumal da es einer specifischen Technik und Conservirung der Embryonen bedürfen wird, um diese Fragen einigermaßen zu fördern.

Ich wende mich jetzt zur Betrachtung der weiteren Entwicklung, welche die Beziehungen der Vagusplatte zum Medullarrohr bei dem Embryo XXVII 359 betreffen.

Die Faserverbindungen der Vagusplatte und des Medullarrohres sind fortgesetzt im Zunehmen begriffen; wo bisher schmale, oft nur einer oder zwei Faserdicken entsprechende Brücken (Taf. 14 Fig. 7—10 α, β) bestanden, finden sich jetzt recht solide Stränge, deren Längsfaserung auf die Composition aus vielen Fasern schließen lässt. Diese Stränge treten aus convergirenden Fasern zusammen, welche man an dem dorsalen Theile der Vagusplatte von allen Seiten zusammenlaufen sieht — verfolgt man sie umgekehrt von dem Strang in die Vagusplatte, so treten sie nach allen Seiten aus einander (vgl. pag. 108). Die Fasern der hintersten Partie der Vagusplatte, welche noch am wenigsten massiv sind, zeigen innerhalb der Vagusplatte nach wie vor einen schrägen von außen und vorn nach innen und hinten gerichteten Verlauf: je weiter caudalwärts, um so schräger. In der Mitte aber richten sich die Fasern quer, d. h. sie verlaufen ziemlich gerade und mit der Querebene des Körpers annähernd parallel, aber etwas von unten nach oben; der vordere Theil der Vagusplatte, ganz besonders aber die Glossopharyngeusplatte schickt die Fasern in sehr schräger Richtung nach oben und vorn, so dass die Stränge, in welche sie zusammenlaufen, gleichfalls schräg von unten und hinten in das Medullarrohr eintreten.

An diesem vorderen Theil und seinen Strängen macht sich nun ein auffallendes Verhältnis bemerklich. Mit dem Eindringen in das Medullarrohr scheint das Wachsthum ihrer Fasern

noch durchaus nicht beendet, vielmehr setzt es sich innerhalb des Medullarrohrs fort, während gleichzeitig weitere Fasern aus der Vagusplatte sich den Strängen anschließen und das Volum der in das Medullarrohr eindringenden Fasermassen vergrößern. Die Folge dieses Andranges ist, dass innerhalb des Medullarrohres an den Stellen, an welchen die Stränge in einer größeren Zahl neben einander eindringen, die bereits vorhandenen Längsfasern des Medullarrohres selbst aus einander geschoben, ja dass sogar die Medullarzellen dieser Partien, die vom Centralcanal her in dichten Massen bis an den Außenrand sich vorschieben, von unten nach oben in schräger Richtung wie von einer eindringenden Kugelfläche zurückgedrängt werden (Taf. 13 Fig. 5, 6 u. 8). In Folge dessen sieht man neben der Vagusplatte die weiße Substanz in dem Medullarrohr an einigen Stellen halbkugelförmig nach innen sich vorwölben, erkennt aber sofort, dass es sich nicht um autochthone weiße Substanz handelt, sondern um eingedrungene Fasermassen der Vagusplatte, welche in späteren Stadien sogar immer weiter ins Innere des Nachhirns gerathen und als kugelförmige Fasermasse inmitten der Medullarzellen sich leicht erkennen lassen. (Taf. 13 Fig. 7 zeigt, wie dieser Process gegenüber Fig. 5, 6 u. 8 bereits weiter fortgeschritten ist.) Die innere Structur des Nachhirns, denn um das handelt es sich hier natürlich, zeigt überall dieselbe Formation: massenhafte, dicht an einander liegende, gleich große, ovale Zellkerne, die in der Richtung der Querebene des Körpers liegen (vom innern Rande des Ventrikels bis zur äußeren Peripherie etwa 12—15 Schichten), aber so durch einander gefügt sind, dass man nicht erkennen kann, wie ihr Zellplasma beschaffen ist; aber am Rande macht sich eine Faserung bemerkbar, gleichfalls in der Querrichtung, welche Maschen bildet, durch die wiederum Längsfaserung geht, in deren Lücken aber auch quer durchschnittene von oben nach unten oder umgekehrt gerichtete Fasern zu erkennen sind. Klare Differenzirung der Zellen und Kerne des Nachhirns in Ependym, Neuroglia und Ganglien ist noch nicht erkennbar. Wie innerhalb dieser offenbar noch sehr nachgiebigen Elemente des Nachhirns die eindringenden Fasern der Vagusplatte sich Raum schaffen, um zu solchen halbkugelförmig gestalteten Massen anzuwachsen, wie das Zusammendrängen der Medullarzellen und ihrer noch weichen Plasmagebilde stattfindet, lasse ich dahingestellt: Thatsache ist, dass an dem vorliegenden Embryo bereits zwei solcher Halbkugeln, die des Glossopharyngeus

und des 1. Vagusastes, sich ihren Weg ins Innere des Nachhirns bahnen, und dass zu jeder von ihnen 3—4, auch mehr der massiveren Faserstränge aus der Vagusplatte sich begeben. Die Längsfaserstränge der weißen Substanz, welche durch das Eindringen der Vagusfasern einigermaßen verdrängt und verschoben werden, liegen dorsal von der Eintrittsstelle der Vagusfasern, werden aber auch nach innen gedrängt, so dass man sie in gekrümmter Richtung zwischen den Medullarzellen, die nach innen zusammengeschoben werden, und den eindringenden Fasermassen verlaufen sieht.

Nun ist es aber sehr bemerkenswerth, dass an der Glossopharyngeusmündung — denn so kann man die Eintrittsstelle seiner Fasern in das Nachhirn nennen — vor der Halbkugel der eindringenden Fasermassen sich noch eine andere Verbindung der Fasern und Zellen der Vagusplatte mit dem Medullarrohr bemerkbar macht, auf die hier hingewiesen werden muss.

An der äußersten vordersten Spitze der Glossopharyngeus-Vagusplatte ragt noch eine Anzahl Zellen, die ihren Ursprung aus der Kopfganglienleiste herleiten, in besonders accentuirter Weise hervor, schon ehe die Zellen der medialen Lamelle sich zu Fasern umwandeln. Diese Zellen nehmen keinen Theil an der Ausbildung der motorischen Fasern, scheinen sich vielmehr im Zusammenhang mit den dorsalsten Zellen der lateralen Lamelle der Vagusplatte zu halten. Gegen sie hin sind auch die Zellen der lateralen Lamelle gerichtet, wenn sie nach Zutritt der massenhaft aus den Ectodermwucherungen hervorgehenden Elementen ovale Gestalt annehmen, und ihr Plasma pfriemförmig sich in die Länge streckt — der Anfang der Faserbildung auch der lateralen Lamelle der Glossopharyngeus-Vagusplatte. Diese Zellen drängen sich so nahe an die weiße Substanz des Nachhirns und speciell ihrer Längsfasern, dass sie fast in dieselbe einwandern: man sieht aus ihnen Fasern hervorgehen, welche nicht in die vorderste halbkugelförmige Plasmamasse eindringen, vielmehr dorsal von dieser nach vorn verlaufen und sich unmittelbar den Längsfasern beimischen, welche in der weißen Substanz über dem Ein- resp. Austritt der motorischen Fasern gelegen sind (Taf. 13 Fig. 6 *L.W'* u. Taf. 14 Fig. 7—10 *a*). Zwei oder drei Schnitte ventralwärts treten erst die eigentlichen Fasern des Glossopharyngeus in das Nachhirn ein, gehen aber, abweichend von denen der folgenden Vagusäste, etwas nach hinten d. h. caudalwärts, dabei aber doch schräg von unten nach oben gerichtet (Taf. 13 Fig. 6 *Gl.W'*), wie die Fasern des eigentlichen Vagus. An den weiter

ventralwärts folgenden Schnitten der Glossopharyngeusplatte sieht man die deutliche Trennung ihrer beiden, sie bildenden Lamellen: die mediale zeigt zwei oder drei Herde durchschnittener Fasern, die von unten nach oben verlaufen und von einer Reihe von Zellen und Kernen dicht umgeben sind — die äußere laterale Lamelle aber, deren Kerne und Plasmatheile schräg von außen und hinten nach vorn und innen gegen die weiße Substanz gerichtet sind und mit ihr verschmelzen, hat schräg durchschnittene Fasern und umgiebt in schmälerer Schicht von außen die motorischen.

Diese vordersten Fasern der Glossopharyngeus-Vagusplatte bilden, wie es scheint, die Wurzelfasern des gesammten N. lateralis und nehmen auch die Wurzelfasern der Schleimcanaläste des Glossopharyngeus und der vom eigentlichen Lateralis getrennt verlaufenden Schleimcanaläste oder sogenannten dorsalen Äste der vorderen Vagusganglien auf. Hierüber belehren am besten Querschnitte von Stadien, die schon etwas weiter entwickelt sind, als das eben beschriebene. Auf solchen Querschnitten sieht man, wenn man von vorn nach hinten die Schnitte prüft, das Folgende.

Der vorderste Schnitt, auf den es ankommt, ist eben derjenige, welcher die Einmündung der Lateralisfasern in das Nachhirn aufweist (Taf. 13 Fig. 11 u. 12 *L W*). Man erkennt die vorderste und zugleich dorsal höchste Partie der Glossopharyngeusplatte, die sich dem Nachhirn dicht anfügt und ein beträchtliches Bündel von Fasern in die Längsstränge übergehen lässt. Diese Fasern dringen in leichtem Bogen von unten nach oben ein. Unter dem Faserbündel folgt der Haupttheil der Glossopharyngeusplatte (Fig. 12 *Glph*), der dem Nachhirn noch dicht anliegt; auf dem folgenden Schnitt gehen aus der Mitte dieses Haupttheils Fasern in das Nachhirn ein. Diese Fasern gehen aber nicht mit dem zuerst erwähnten Bündel zusammen, bilden vielmehr den vordersten Theil der auf pag. 131 beschriebenen, halbkuglig vordringenden Fasermassen (Taf. 12 Fig. 13 *Glph. sens*) und sind wesentlich zahlreicher als die Fasern des Lateralis. Sie stellen die sensiblen Wurzelfasern des Glossopharyngeus dar; unmittelbar unter ihnen, z. Th. mit ihnen vermischt, treten auch die motorischen Wurzelfasern desselben Nerven vom Medullarrohr in die Glossopharyngeusbahn über. Diese drei Elemente lassen sich auch noch sehr gut auf den nächsten Schnitten aus einander halten, welche den Wurzelstrang des Glossopharyngeus zwischen Nachhirn und Ohrblase treffen. Die äußersten, der Ohrblase nächstliegenden Fasern (Fig. 14 *L*) gehören der Lateralisgruppe, die mittleren dem sensiblen und die

inneren dem motorischen Theil des Nerven an. Auf dem folgenden Schnitt, ventralwärts von der Ohrblase, wird das Ganglion angeschnitten; seine dorsalsten Fasern sieht man im Zusammenhange mit den Lateralisfasern des Wurzelstranges. Auch die folgenden Schnitte treffen das Ganglion des Glossopharyngeus — und einer davon seinen Schleimcanal- oder dorsalen Ast, der sich in einem nach oben concaven Bogen zwischen Ganglion und Ectoderm spannt und dort nach Art der oben beschriebenen Formationen sich peripherisch weiter entwickelt; seine Fasern kann man durch das Ganglion bis zur Wurzel am Nachhirn verfolgen.

Aber zu diesem Wurzelstrang tragen auch Fasern bei, welche nicht von den Schleimcanalbahnen des Glossopharyngeus, vielmehr von horizontal caudalwärts verlaufenden Fasern stammen. Sieht man nämlich die Schnitte an, welche auf die Einmündung der Glossopharyngeusfasern in das Nachhirn folgen, so gewahrt man an dem oberen äußeren Rande des durchschnittenen Wurzelstranges einen aus Kernen und quer durchschnittenen Fasern bestehenden Höcker, welcher auf dem caudalwärts folgenden Schnitte noch etwas an Umfang zunimmt. Die nächsten 5 oder 6 Schnitte treffen dann nicht mehr den Wurzelstrang des Glossopharyngeus, vielmehr nur das Stück der Vagusplatte, welches vom Glossopharyngeus bis zur 1. Vaguswurzel reicht und als schmale, horizontal gerichtete Platte neben dem Nachhirn liegt, ohne mit ihm eine Verbindung einzugehen. Das äußere Ende dieser Platte ist aber knopfförmig angeschwollen und stellt den weiteren Querschnitt jenes, aus Kernen und Fasern bestehenden Höckers dar, der einen Theil der Lateralisbahn vorstellt. Nach weiteren 2 oder 3 Schnitten ändert sich die Richtung der Vagusplatte: sie wird schräg, so dass der Knopf etwas tiefer steht als vorher; zugleich macht sich eine Zunahme seiner Fasern geltend, und unter ihm treten in der Platte Fasern auf. Der nächste Schnitt trifft nun den Vordertheil des Wurzelstranges des ersten eigentlichen Vagusastes und mit ihm die Fasern, welche aus seinem sogenannten dorsalen oder Schleimcanalaste sich dem Wurzelstrange des Lateralis einfügen, während die sensiblen und motorischen Wurzelfasern des Vagus I sich eben so, wie die des Glossopharyngeus zur Bildung eines großen Faserknäuels in das Nachhirn begeben. Auf diesem Schnitt sieht man, wie der Lateralishöcker beträchtlich zunimmt, offenbar durch den Zustrom der Fasern aus dem Schleimcanalast des Vagus I.

In dieser Weise wächst der Höcker auch noch weiter, rückt dabei aber immer tiefer, da die Ganglien des Vagus caudalwärts

in schräg absteigender Linie in die Vagusplatte einmünden. Nachdem aber Vagus II seine Schleimcanalfasern an ihn abgegeben hat, fängt die Zahl der durchschnittenen Faserbündel im Lateralis an abzunehmen, und an seiner äußeren Circumferenz treten statt ihrer erst einige wenige, dann aber immer mehr Zellen auf: die zu Ganglienzellen auswachsenden Zellen. Auch aus dieser Region gehen auf der langen Reihe von Schnitten, die caudalwärts auf einander folgen, noch mehrfach Äste von der Schleimcanalregion des Ectoderms in die Bahn des Lateralis über: es sind die Äste der hinteren Vagusganglien. Allmählich aber verschmälert sich das lange Lateralisganglion und geht an seinem Ende in mehrere, zunächst getrennte Fasersträngе über, die sich dann allmählich verbinden und den eigentlichen Lateralis vorstellen, der nun theils innerhalb des Ectoderms der Seitenlinie, theils aus dem Zellverbande derselben heraustretend, caudalwärts bis zu jener Stelle verfolgt werden kann, an der noch keine distincte Faserbildung eingetreten, vielmehr das Ectoderm noch im Begriff ist, durch Wucherung seiner Zellen die dazu erforderlichen Elemente abzugeben.

Die Vagusplatte ihrerseits endet dorsal ebenso wie sie anfängt, d. h. mit einem Faserbündel. Aber während das vorderste Faserbündel, neben der Ohrblase gelegen, die Wurzel des sensiblen Lateralis bildet, stellt das hinterste, das schräg aus dem Rückenmark auf der Höhe des Somits *w* austritt und frontalwärts in die nur aus ein paar Zellen bestehende hinterste Partie der Vagusplatte übergeht, einen Wurzelstrang des motorischen Accessorius dar. Einige Schnitte weiter nach vorn treten weitere Fasern aus dem Rückenmark in diesen dünnsten Theil der Platte über, der nun allmählich anfängt, nach vorn zu an Fasergehalt zu gewinnen und auf dem Querschnitt eine unregelmäßig dreieckige Gestalt anzunehmen, mit der Spitze gegen das Medullarrohr. Dann aber tritt eine sonderbare Bildung auf, deren Beschreibung hier nicht übergangen werden darf. Von der oberen Ecke dieser dreieckigen Platte geht ein Zellstrang dorsalwärts, gerade nach oben (Taf. 13 Fig. 9 u. 10*a*); er geht genau von derselben Stelle aus, an welcher weiter vorn der Höcker sich findet, den die Lateralisfasern und ihre Kerne bilden; auf der linken Seite des vorliegenden Embryos findet er sich nur als eine einzelne Bildung, ist aber länger als rechts, wo sich zwei vorfinden, die auf einander folgen und etwas stärker sind. Was diese Zapfen bedeuten, weiß ich nicht, da sie aber nur wenige Schnitte nach dem letzten Vaguswurzelast folgen, also von dem Theil

der Ganglienleiste ausgegangen sind, welcher zwischen Vagusplatte und den vordersten Spinalganglien der Occipitalsegmente liegt, so gewinnt man den Eindruck, als sei hier ein letzter Rest derjenigen Zellen der Vagusplatte erhalten geblieben, der einstmals vielleicht zur Einmündung von Lateralisfasern gedient haben mag, ehe diese Fasern alle in einen großen Stamm und in eine einzige Wurzel gesammelt wurden.

Zur Entwicklung des Lateralis bei *Heptanchus*.

Bei der Bildung des Lateralis der meisten Selachier sieht man häufig genug, besonders auf der vorderen Strecke, eine größere Zahl von losgelösten Ectodermzellen den bereits differenzirten Fasern anliegen. Diese Zellen liegen aber meist in einer Reihe hinter einander und immer auf der freien Innenseite des Lateralisstranges. Bei *Heptanchus* tritt eine Erscheinung auf, welche vielleicht mit diesen Zellreihen bei anderen Selachiern zu parallelisiren ist, zugleich aber auf Vermuthungen über die Bedeutung derselben führen könnte (Taf. 14 Fig. 1—3).

Bei einem Embryo von 16 mm Länge (XXV 52), bei welchem die Lateralisbildung bis zum 13. Somit hinter dem vordersten Vagusganglion angekommen ist (also nach der Fürbringer-Braus'schen Terminologie bis zum 7. effectiven Rumpfsomit), findet sich neben dem Somit *w*, auf der Grenze zwischen ihm und dem folgenden Somit *x* jederseits eine Zellanhäufung, welche durchaus den Eindruck eines in Bildung begriffenen Ganglions macht (Fig. 1 u. 2 *LZII 1*). Die Zellanhäufung berührt auf der einen Seite die Cutislamelle des Somits, auf der anderen die nächstliegenden Fasern des Lateralis. Von dem davor liegenden Gesammtganglion des Lateralis ist es auf beiden Antimeren um die Länge eines Somits entfernt. Neben dem Somit *x* findet sich eine zweite Zellanhäufung (Fig. 1 u. 2 *LZII 2*), die in ihrer Gestalt von der vorhergehenden in so fern abweicht, als sie zunächst dem Lateralis noch dicht angefügt ist und ihm mit breiter Basis aufsitzt. Nach der Seite des Somits ist diese zweite Zellanhäufung abgerundet, aber von einer Membran gegen die Mesenchymzellen abgegrenzt, so dass ihre Zugehörigkeit und Herkunft aus Lateraliselementen gar nicht zweifelhaft sein kann.

Auch die beiden nächsten Somite *y* und *z* weisen noch ähnliche Zellen an der medialen Seite der Lateralisfasern auf, aber in geringerer Zahl und desshalb ähnlich dem Vorkommen solcher Zellen bei den anderen Selachiern. Es tritt aber hier bei *Heptanchus* der

metamerische Charakter dieser Zellanhäufungen hervor — und desshalb halte ich diese Zellanhäufungen für sehr interessant.

Dass es sich nicht um ein isolirtes, also vielleicht zufälliges Vorkommen derselben bei einem einzelnen Embryo handelt, beweisen der Embryo XXV 18 vom 23 mm Länge und XXV 86 von 19,5 mm Länge. Bei dem ersteren, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo findet sich auf der linken Seite außen von der Cutislamelle des Somits *y* wieder dieselbe Zellanhäufung, die den Lateralisfasern unmittelbar aufsitzt, und an den weiter folgenden Abschnitten des Lateralis hinter Somit *x* stößt man auf zwei geringere Anhäufungen von Zellen, die wiederum der Länge nach angeordnet sind. Auf der rechten Seite hat sich der Zellhaufen, der den Fasern des Lateralis anliegt, zu einem so vollkommen abgerundeten Gebilde gestaltet, dass Niemand zögern würde, es für ein Ganglion anzusehen, wenn es statt in der Bahn des Lateralis, vielmehr in der eines sensiblen Kopf- oder Spinalnerven sich fände.

Der Embryo XXV 86 ist in Querschnitte zerlegt: die Schnitte hinter der Querebene des 2. Vagusganglions zeigen sowohl die Querschnitte des eigentlichen Lateralisganglions, als auch der vielen von ihm ausgehenden, schräg nach oben gegen die Seitenlinienformation gerichteten Äste, die hier in 3—5 größere Faserstränge zusammengefasst caudalwärts laufen. An einem dieser Äste findet sich wiederum jenes Ganglion, auf dessen größtem Querschnitt ich nahezu 30 Zellen zähle.

Leider konnte ich keine größeren Embryonen als den von 23 mm Länge untersuchen, vermag also nicht mitzutheilen, ob diese Zellen wieder zu Grunde gehen oder zu einem wirklichen accessorischen Lateralisganglion sich entwickeln.

Über eine specifische Verbindung des Glossopharyngeusganglions mit dem 1. Vagusganglion bei Embryonen von *Scymnus lichia*.

Eine außergewöhnliche Verbindung der in der Überschrift genannten Ganglien findet sich bei Embryonen von *Scymnus lichia*. Eine Zellbrücke spannt sich von dem oberen Theil des einen zum oberen Theil des anderen Ganglions aus. Die Brücke erscheint mehrere Zellen stark und gehört ihrer Provenienz nach zu den Ectodermplacoden, nicht zu den Elementen der Ganglienleiste. Sie liegt bei dem Embryo XXXI 6 dorsal von den Punkten, wo der

Ursprung der Schleimcanaläste aus den zugehörigen Ganglien stattfindet; auf der rechten Seite ist sie aber nicht vorhanden.

Bei dem Embryo 10 ist sie auf beiden Seiten vorhanden, sehr viel dünner als bei dem vorigen und etwas tiefer gelegen, unterhalb der Abgangsstelle des Schleimcanalastes. Es ist besonders auf der linken Seite deutlich zu sehen, dass es sich nur um einige wenige Zellen handelt, die diese Brücke bilden, und diese wenigen Zellen sind bereits in der Bildung einer Nervenfaser begriffen, denn man erkennt ihre pfriemförmige Gestalt und den charakteristischen hellglänzenden Cylinder in ihrem Plasma. Zugleich sieht man aber auch neben diesen Zellen histolytische Elemente, wonach anzunehmen ist, dass die ganze Bildung im Begriff ist, zu Grunde zu gehen.

In ähnlichem Zerfall zeigt sich diese Brücke bei dem Embryo 19, aber nur auf der einen Seite; auf der anderen fehlt sie, wie sie überhaupt bei anderen Embryonen derselben Größe völlig fehlt.

20. Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. von Kölliker.

Im Jahre 1891 veröffentlichte ich die 17. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers unter dem Titel »Nervenfaser und Ganglienzelle«. In dieser Studie kam es mir darauf an, an der Hand der Beobachtungen über die schrittweise Entwicklung der sogenannten Schleimcanalnerven den Beweis zu liefern, dass diese Nerven aus Zellketten hervorgehen und direct durch Prolification des Ectoderms der Schleimcanalanlagen gebildet werden. Ich schilderte die Entwicklung des N. buccalis, eines Astes des N. ophthalmicus superficialis, und des sogenannten Ramus dorsalis des Glossopharyngeus. Die wesentlichen Ergebnisse dieser Beobachtungen hob ich durch gesperrten Druck hervor, es waren die folgenden:

1. Die entscheidende Betheiligung des Ectoderms außerhalb des Medullarrohres und der Ganglienleiste an der Bildung der sensiblen peripherischen Kopfnerven (pag. 256).
2. Die aus dem Verbande des Ectoderms frei werdenden Zellen gesellen sich den verschiedenen Kopfganglien (sowie ihrer unmittelbaren Nachbarschaft) bei; das Auswandern von Ectodermzellen in die Ganglien- resp. Nervenanlage dauert ununterbrochen fort bis zur völligen Herstellung des ganzen Schleimcanalnervensystems (pag. 259).
3. Von einer Anlagerung oder gar Einlagerung von Mesodermzellen

in den faserigen Theil des Nerven ist eben so wenig die Rede, wie bei dem Ganglion. Die Kerne, welche der Nerv aufweist, sind entweder durch Prolification von Zellen des Ganglions oder durch Prolification der Ectodermzellen, denen das Ganglion angelagert ist, entstanden oder bereits aus beiden Provenienzen gemischt (pag. 261).

4. Die Zunahme der Zellen findet, abgesehen von den im Laufe des Nerven geschehenden Theilungen, an der Peripherie im Mutterboden der Schleimcanalanlage selbst statt (pag. 265).
5. In dem (durch künstliche Färbung) grauvioletten Plasma dieser Zellen bildet sich ein hellglänzender Cylinder, welcher durch die ganze Zelle zieht, rings von Plasma umgeben wird und sich an ein gleiches Gebilde der vorhergehenden und nachfolgenden Zellen anschließt. Diese hellen Cylinder trifft man aber nicht in den Zellen an, welche an dem Anfangstheil der Nerven, dicht am Boden der sich entwickelnden Schleimcanalpapillen, sich finden; sie treten erst an den weiter central gelegenen Partien der Nervenäste auf (pag. 280).
6. Die Kerne dieser aus den Schleimcanalanlagen hervorgehenden Nerven sind die Schwann'schen Kerne, die hellglänzenden Cylinder sind die Achsencylinder, das Plasma ist der Mutterboden der Schwann'schen und der später auftretenden Markscheide. Diese vier, den typischen Nerven bildenden Elemente sind ausschließliche Producte der zur Bildung der einzelnen Nervenfasern kettenartig an einander gereihten Ectodermzellen (pag. 281).

Gegen diese, nach sorgfältiger und ausgedehnter Arbeit gewonnenen Resultate erwuchsen in mir selbst nachträglich Zweifel, welchen ich bald nach geschehener Publication der 17. Studie in dem Anatom. Anzeiger, 7. Jahrg. pag. 348, unter dem Titel »die Schwann'schen Kerne der Selachierembryonen« einen übereilten Ausdruck gab. Diese Zweifel waren, wie ich leider zu spät einsah, wesentlich subjectiven Ursprungs, auf einer durch Überarbeitung, klimatische und andere Einflüsse herbeigeführten, nervösen Depression beruhend, wie ich deren bei der aufreibenden Arbeit und den complicirten Lebensbedingungen, welche meine Stellung an der Spitze der Zoolog. Station mit sich bringt, leider mehrfach zu erleben hatte. Die aus der Überarbeitung resultirende zeitweilige Abstinenz von aller wissenschaftlicher Arbeit verband sich mit anderen Motiven zu einer jahrelangen Unterbrechung meiner Forscherthätigkeit; und so geschah es, dass ich erst jetzt, nachdem ich vor drei

Jahren die Arbeit wieder aufgenommen habe, dazu gelange, auch die Frage der Nervenentstehung und der Bedeutung und Herkunft der Schwann'schen Kerne wieder zu behandeln. Auf die erneute Prüfung gestützt, kann ich nun die Resultate der 17. Studie in allem Wesentlichen aufrecht halten.

Gleich nach dem Erscheinen meiner beiden oben erwähnten Publicationen kündigte A. von Kölliker auf dem Münchner Anatomencongress einen Vortrag an unter dem Titel: »Über die Entwicklung der Elemente des Nervensystems, contra Beard und Dohrn«. In den einleitenden Worten bezog sich Kölliker gleich auf meinen überraschenden Frontwechsel in der strittigen Frage und richtete in Folge dessen seine Widerlegung nur gegen Beard, der schon früher, wenn auch nicht so eingehend wie ich, dieselben Anschauungen mit Consequenz vertreten hatte[1].

Kölliker bezieht sich nicht auf neue ad hoc angestellte Untersuchungen, fasst vielmehr nur die Ergebnisse einer älteren Arbeit[2] zusammen, welchen er aber die Erklärung vorausschickt, es könne hier nicht seine Aufgabe sein, auf eine ausführliche Widerlegung der Beard'schen Ansichten einzugehen, er begnüge sich mit der Aufstellung der Hauptthatsachen, welche die Auffassung von Beard als ganz irrthümlich erscheinen lassen und lehren, dass die von

---

[1] Ich benutze diese Gelegenheit, einer Beschwerde von J. Beard gegenüber (Histogenesis of Nerve. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892 pag. 292) mein Bedauern darüber auszusprechen, dass ich in meinen Publicationen über Ganglien- und Nervenbildung unterlassen habe, wo meine Angaben und Auffassungen sich mit von ihm früher aufgestellten von vorn herein deckten oder nachträglich damit in Übereinstimmung traten, solche Übereinstimmung ausdrücklich hervorzuheben. Es konnte mir nicht in den Sinn kommen, durch meine jeweils abweichenden Ansichten »to discredit« Beard's Arbeiten, da ich mir die dazu erforderliche Autorität nicht beimesse, Beard's Arbeiten zudem so wohlbekannt sind, dass sie durch meine ausdrückliche Zustimmung weder an Credit gewinnen noch verlieren können. Dass Beard's Ansichten über diese und andere Fragen vielfach mit meinen Grundanschauungen übereinstimmen, ist mir immer erfreulich gewesen, dass sich aber auch oft Unterschiede und Ansichtswechsel ergaben, die erst durch weitere Forschungen geschlichtet werden konnten, ist bei dem außerordentlichen Umfange der gesammten Probleme, die zu berücksichtigen sind, nicht zu verwundern. Möge Beard davon überzeugt sein, dass ich seinen Forschungen, auch wo ich ihren thatsächlichen Voraussetzungen oder ihren theoretischen Zielpunkten nicht folgen kann, immer das ihnen gebührende Interesse entgegenbringe und mit Freuden die Selbständigkeit anerkenne, die Beard fortgesetzt offenbart.

[2] Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1885 pag. 1—40.

Remak, Bidder & Kupffer und Kölliker selbst schon seit vielen Jahren für die motorischen Fasern vorgetragene und später von Kölliker und His auch für die sensiblen Elemente nachgewiesene Entstehung der Nervenfasern die einzig richtige sei. »Dieser zufolge entstehen diese Nervenfasern, und auch diejenigen der höheren Sinnesnerven, einzig und allein aus Nervenzellen, in der Art, dass Ausläufer dieser Zellen den oder die Achsencylinder mit allen ihren Ausläufern bilden, zu denen dann oft noch eine Rindenlage als Nervenmark dazu kommt, während die Schwann'sche Scheide mit ihren Kernen eine von außen dazu kommende, mesodermatische Bildung darstellt« (Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 76).

Dem gegenüber hatte Beard Gelegenheit gehabt, von Neuem seinen Standpunkt in der Frage der Nervenentstehung zu präcisiren in seiner Arbeit »History of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida« (Z. Jahrb. Abth. Morph. 9. Bd. pag. 394 ff.). Beard hält es für möglich im Hinblick auf einige Beobachtungen über das Auswachsen der Riesenzellen zu vergleichsweise beträchtlicher Länge ihrer Fasern und auf einige nicht näher bezeichnete »things in the development of the nerves of *Raja*, which seemed so far only explicable on the ‚process' theory but in a vast material only a few such«, dass beide Bildungsweisen, die Ausläufer- sowohl wie die Zellkettenbildung, vorkommen, und lässt es dahingestellt sein, ob die Bildung der Nerven durch Zellketten vorwiegend bei den Wirbellosen und niederen Wirbelthieren anzutreffen sei, während die höheren Wirbelthiere die Zellketten durch die Ausläuferbildung ersetzt hätten. Für die Selachier betont Beard in einem besonders gegen meine nachträglich geäußerten Zweifel gerichteten Absatz seine bestimmte Überzeugung, dass die Zellkettenformation die dominirende sei.

Ob eine solche Zwiespältigkeit der Bildungsweise bei Wirbelthieren angenommen werden darf, erscheint mir aber schon darum zweifelhaft, weil dann die Schwann'schen Kerne und Scheiden und Alles, was mit ihnen in Zusammenhang steht, in dem einen Falle vom Ectoderm, im anderen vom Mesoderm hergeleitet werden müssen — eine Eventualität, die wohl von keinem Gesichtspunkte aus annehmbar wäre. Denn auf Natur und Ursprung der Schwann'schen Kerne kommt es an, nicht darauf, ob die Faserlänge eines einzelnen Nervenzellbezirks mal länger mal kürzer sei. Es wäre ja wohl möglich, dass die einzelnen Gliedstücke der Nervenfasern bei verschiedenen Thieren sehr verschieden lang wären und darum doch Producte je einer Schwann'schen Zelle. Zudem scheinen auch gerade

die Beobachtungen Kölliker's, welche an den Nerven von Froschschwänzen angestellt sind, der von Beard angenommenen Scheidung innerhalb der Wirbelthiere zu widersprechen. Wie diese Widersprüche in den Ergebnissen der verschiedenen Forscher zu schlichten sind, mag dahingestellt bleiben — hier will ich aber noch einmal, auf Grund umfassender und erneuter Prüfung des Thatbestandes an den Schleimcanalnerven einer größeren Zahl von Selachierarten, die von mir mit Unrecht angezweifelten, wesentlichen Resultate meiner 17. Studie bestätigen und den damals kundgegebenen Thatsachen und Argumenten noch weitere und hoffentlich überzeugende beifügen.

Ich habe in der vorigen »Studie« einen Theil der Vorgänge dargestellt, welche bei den Selachierembryonen sowohl zur Bildung der Kopfganglien — speciell der Vagus- und Glossopharyngeusganglien — führen, als auch Schritt für Schritt die Bildung der Wurzelfasern dieser Ganglien und die ersten Anfänge des N. lateralis begleiten oder bedingen. Ich brauche nicht darauf hinzuweisen, dass diese wiederholte Untersuchung nicht nur die früher von Beard und danach in eingehender Weise von mir in der 17. Studie geschilderte Bildung der Kopfganglien und ihrer sog. Rami dorsales, d. h. der Schleimcanalnerven durchaus bestätigt, sondern in mehr als einer Beziehung vervollständigt. Es hat sich dabei herausgestellt, dass, die embryonale Bildung des doppelschichtigen Ectoderms einmal gegeben, die späteren Ganglienzellen eben dieses Kopfganglions und ein Theil ihrer Wurzelstränge, welche in das Gehirn eindringen, durch Prolification der Zellen einer umgrenzten Stelle dieses Ectoderms entstehen (wobei wahrscheinlich blieb, dass an der Bildung der Wurzelstränge sich auch zellige Elemente der ursprünglichen Ganglienleiste betheiligen) und dass die gesammten peripherischen Stämme, Äste, Zweige und feinsten Fäserchen der Nerven, mitsammt ihrem ganzen großen Schleimcanalapparat, Lorenzini'schen Ampullen, Savi'schen Bläschen etc. gleichfalls aus diesen ectodermatischen Zelldifferenzirungen hervorgehen. Eine Lücke in diesem gewaltigen Prolifications- und Differenzirungsprocess besteht nicht; auch kann man sehr gut beobachten, wie normale bindegewebige Umhüllungen für diesen ganzen, seiner Wesenheit nach ectodermatischen Apparat durch darauf gelagerte Mesodermelemente gebildet werden, dass aber diese Mesodermelemente die ectodermatischen, den embryonalen Nerven bildenden Schwann'schen Zellen eben so umhüllen, wie die Ampullen und Canäle des eigentlichen Schleimcanalapparates.

Der ganze nervöse Apparat der Schleimcanäle und der Seitenlinie ist, dieser Untersuchung zufolge, ein Product gewisser seitlicher Partien des Ectoderms, des Kopfes und des gesammten Rumpfes bis hinein in den Schwanz, hat also von Hause aus keine genetischen Beziehungen zu den Medullarwülsten, sogar nicht einmal zur Ganglienleiste, deren zellige Abkömmlinge sich, wie es scheint, nur an der Bildung der Wurzelstränge der Schleimcanalnerven und des Lateralis betheiligen und durch sie erst in einen Faserzusammenhang mit dem sogenannten Centralnervensystem und dadurch mit dem motorischen Nervenapparat gerathen.

Wir haben damit eine vorzügliche Gelegenheit gewonnen, das ontogenetische Zustandekommen nervöser Bahnen zu beobachten, deren Endstationen ziemlich weit von einander entfernt liegen, und können vielleicht eine Probe auf das Exempel machen, ob die geltenden Theorien über die Bildung nervöser Leitungsbahnen den Beobachtungsthatsachen entsprechen, die sich bei dieser Gelegenheit herausgestellt haben.

Als solche mehr oder weniger geltende Theorien sehe ich an 1) die Remak-His-Kölliker'sche Theorie vom Auswachsen der Nervenfaser, die sog. Ausläufertheorie und 2) die Hensen-Sedgwick-Gegenbaur-Fürbringer'sche Theorie von dem uranfänglichen, schon im Embryo bestehenden Faser- resp. Plasmazusammenhang zwischen Anfangs- und Endpunkt resp. centralen und peripherischen Endstationen einer primären Nervenbahn.

Der ersten dieser beiden Theorien zufolge wären in einem gewissen frühen Embryonalstadium die Leitungsbahnen zwischen dem Nachhirn und einer der Lorenzini'schen Ampullen unterhalb der Nase oder zwischen Nachhirn und einem der Sinnesapparate der Seitenlinie in dem Schwanz eines *Scyllium* enthalten in embryonalen Ganglienzellen der Ganglien des Facialis und des Lateralis; beide Bahnen sollen dadurch zu Stande kommen, dass diese Ganglienzellen Ausläufer treiben, deren einer in das Nachhirn einwachse und sich dort in dieser oder jener Weise mit andern Faserbahnen des Centralnervensystems in Contact bringe, während der andere Ausläufer sich an die Basalplatte der zugehörigen Lorenzini'schen Ampulle resp. des ihm zugedachten Sinnesorgans der Seitenlinie begebe und mit demselben seinerseits in Contact gerathe. Jede dieser Ganglienzellen mit ihren centralen und peripherischen Ausläufern würde danach ein selbständiges Neuron bilden.

Wann eine embryonale Ectodermzelle als Ganglienzelle angesehen und als solche bezeichnet werden soll, dürfte einigermaßen schwer festzustellen sein, und diese Schwierigkeit ist um nichts geringer bei den peripherischen als bei den centralen Ganglienzellen. Freilich die Remak-His-Kölliker'sche Theorie wird verhältnismäßig leicht damit fertig, denn eine Ganglienzelle giebt sich, ihr zufolge, als solche sofort zu erkennen, sobald sie einen (die centrale) oder zwei (die peripherische) Ausläufer bildet — und das soll ja schon sehr früh im Embryo geschehen. Leider aber haben weder His noch Kölliker die Ontogenie der Schleimcanalnerven bei Selachiern bearbeitet, und so haben sie keine bestimmten Angaben darüber gemacht, wann Zellen des Facialis oder Vagolateralis als solche anfangen, ihre Ganglienzellnatur durch das Auswachsen ihrer Ausläufer darzuthun. Ich nehme an, beide Forscher würden keinen Werth auf die Unterscheidung legen, ob die Ectodermzellen, aus denen die Ganglienzellen des Facialis und des Lateralis hervorgehen, aus der sogenannten Ganglienleiste (His's Zwischenstrang) oder aus den Placoden (den Abkömmlingen des lateralen Kiemenectoderms) hervorgehen. Auch die Ganglienleiste, wie das ganze Medullarrohr sind ja Producte des Ectoderms.

Es ist mir nun noch nicht gelungen, unter den Zellen, welche die Ganglien des Facialis und des Vagolateralis bilden, diejenigen, welche wirkliche Ganglienzellen werden, von den übrigen zu einer Zeit zu unterscheiden, wenn von den Zellmassen der Ganglienleiste oder den mit ihr verbundenen Placoden-Zellderivaten sich zellige Brücken auszuspannen beginnen zwischen der mehr in das Innere und vom Ectoderm abgerückten Ganglienleiste und dem Ectoderm, von dem die Placoden ursprünglich abstammen. Dass diese zelligen Brücken sich aber genau eben so, wie die Zellmassen, welche sich als spätere Ganglien des Facialis und Vagus den Elementen der Ganglienleiste anschließen, aus dem Ectoderm abspalten, leidet keinen Zweifel — dass aus ihnen aber weitere Ganglienzellen hervorgehen, die sich nachträglich noch den Placodenderivaten im Bereich der Facialis- und Vagolateralisplatte anschlössen, kann wohl in Abrede gestellt werden.

Wenn also einmal diese Brücken zwischen den Ganglienplatten und dem Ectoderm ausgespannt, erstere also vom Ectoderm abgerückt sind, hört die Prolification von Ectodermzellen, die sich zu Ganglienzellen entwickeln könnten, eo ipso auf: alle späteren Ganglienzellen des Facialis resp. des Lateralis müssen entweder

durch autochthone Production und Theilung innerhalb der Ganglienplatten zu Stande kommen, oder aber es findet keine weitere Zunahme an Zahl der Ganglienzellen statt.

Welche Bedeutung können nun, im Lichte der Ausläufertheorie, diese Zellbrücken haben? Der Beobachtung zufolge wird aus ihnen die Bahn der Nervenstämme, die zwischen Schleimcanälen und Seitenlinie auf der einen Seite und Facialis-, resp. Lateralisganglion auf der anderen bestehen: welche Rolle können in diesen Nervenstämmen weitere Ectodermzellen spielen? Da es keine anderen ectodermalen Bildungen giebt, welche an dieser Stelle gleichzeitig mit den Schleimcanalnervenstämmen sich bilden, und da man diese Zellen schwerlich für die Bildung von Schuppen, Zähnen oder derlei in Anspruch nehmen kann, so werden die Anhänger der Ausläufertheorie nolens volens gezwungen sein, sie für »Mesenchym« zu erklären, oder aber geradezu ihren ectodermalen Charakter leugnen und in ihnen bereits mesodermale Scheidenelemente der späteren Nervenstämme erblicken.

Bekanntlich ist es bisher nicht gelungen, bei den Embryonen der bei Weitem größten Anzahl von Wirbelthieren in dem dichten Durcheinander von Embryonalzellen zwischen Mesodermzellen und isolirten Ectodermzellen irgend ein äußerlich sicheres Unterscheidungsmerkmal nachzuweisen. Dieser Umstand hat ja auch dazu geführt, dass die Kategorie des »Mesenchyms« neuerdings so in Aufnahme gekommen ist: lose Ectodermzellen, abgelöste Elemente der Ganglienleiste, austretende Medullarzellen, sich auflösende Urwirbelzellen — kurz Alles, was sich aus dem Verband fester und geschlossener Organanlagen zeitweilig loslöst und in den embryonalen Körper zwischen Ectoderm und Entoderm aufgeht, ist eo ipso Mesenchym, und man kann nur selten auf dem Wege differenzirender Färbung oder sonstiger Erkennungsmittel feststellen, welcher Natur und Herkunft derlei vagabundirende »Mesenchym«-Zellen eigentlich sind.

So kann man also mit Aussicht auf einigen, wenn auch nur vorübergehenden Erfolg leugnen, dass die Kerne, welche den zwischen Ectoderm und Kopfganglien sich ausspannenden, embryonalen Nervenstämmen angefügt sind, ectodermatischen Ursprungs seien, sie vielmehr im guten Glauben und im Einklang mit der Ausläufertheorie für Mesoderm erklären. Man hat auch bei allen sensiblen und motorischen Nerven bisher so gehandelt, und der Consensus omnium hat die wenigen dissentirenden Stimmen bis jetzt erfolgreich erstickt.

Es trifft sich aber für die Ausläufertheorie nicht gerade glücklich, dass die Selachier, die schon bei den ersten ontogenetischen Untersuchungen Balfour's den Ausgangspunkt einer Opposition gegen die geltenden Anschauungen bezüglich des Auswachsens der motorischen Nerven bildeten, durch die umfangreiche Ausbildung des Schleimcanalsystems auch für die sensiblen Nerven die Gelegenheit geben, den histogenetischen Anfangsprocessen in viel klarerer und zusammenhängenderer Weise nachgehen zu können, als bei irgend welchen anderen Wirbelthierembryonen. Während es bei keinem anderen Thier und bei keiner anderen Kategorie von Nerven gut gelingt, sowohl ganze Nerven als auch einzelne ihrer Nervenfasern in den verschiedenen Stadien ihrer Bildung und Entwicklung zu belauschen — denn in den viel erörterten Fällen der Nervenbildung im Amphibienschwanz kamen fast nur letzte Ausläufer sensibler Nerven zur genauen Beobachtung — so bieten die Schleimcanalnerven der Selachier ein sehr bequemes und zugleich übersichtliches Bild der Differenzirung der Stämme, Äste, Zweige bis in die einzelnen, isolirten Fasern; und Wer die Darstellung liest, welche ich in der 17. Studie von diesem Process gegeben habe, der wird mit mir darin übereinstimmen, dass die Schleimcanalnerven der Selachier ein vorzügliches Object für die Entscheidung der Frage liefern, ob die Schwann'schen Kerne ectodermalen oder mesodermalen Ursprungs sind.

Ich schilderte in der 17. Studie, wie durch fortgesetzte Theilung und Vermehrung der Ectodermzellen eines gewissen Bezirks — nenne man es nun Placoden oder Schleimcanalanlage — zunächst diejenigen Zellen abgegeben werden, welche sich der Ganglienleiste anlegen und die Elemente des späteren Kopfganglions bilden. Ich habe in der vorhergehenden Studie diese Processe für Glossopharyngeus und Vagus noch weiter specialisirt. Die Wucherung in diesem Bezirk des Ectoderms hört aber mit der räumlichen Trennung des Ganglions vom Ectoderm nicht auf: im Gegentheil, sie schreitet in ausgedehntem Maße fort und erfasst allmählich alle die Bezirke, welche die periphere Ausbreitung des späteren Schleimcanals bilden. Mit diesen Wucherungen, die hauptsächlich die innere Zellschicht des Ectoderms betreffen, geht eine Differenzirung der Zellen Hand in Hand — was ich auch schon in der 17. Studie (pag. 258—268) und eben so in der 19. Studie (pag. 110 ff.) genauer beschrieben habe — die Differenzirungen betreffen das Plasma dieser Ectodermzellen und leiten die Bildung der eigentlichen Nervenfasern, wie ich sie

erkannt zu haben glaube, ein. Es gestalten sich aus diesen Ectodermzellen, deren Plasma zunimmt und sich streckt, zusammenhängende Stränge; diese lösen sich vom Ectoderm ab, treten aus dem Verbande desselben heraus, bleiben aber an verschiedenen Stellen durch Zweige mit demselben verbunden, und an all diesen Stellen stülpt sich das Ectoderm allmählich ein und bildet die Anfänge je einer Ampulle; diese bleibt also von Anfang an mit dem sich entwickelnden Nerven, also auch mit dem Ganglion, in Zusammenhang. Dieser Zusammenhang zwischen Kopfganglion und Ampullenköpfen ist von Anfang an vorhanden und löst sich niemals: die Brücke, die ihn bildet, wird hergestellt durch Prolification einer großen Zahl von Ectodermzellen, aus denen erst die Placode, dann das Kopfganglion, dann der Stamm, die Äste und die Zweige der sogenannten Rami dorsales der Kopfnerven — resp. auch des Lateralis — und schließlich der ganze Apparat der Schleimcanäle, Ampullen und ihrer Gänge hergestellt werden.

Sollte also die Anschauung der Ausläufertheorie festgehalten werden, wonach die Schwann'schen Kerne mesodermatischen Ursprungs seien und sich erst nachträglich den feinen Fasern anlegen, so müsste für das Zustandekommen der Verbindung der Kopfganglien mit den Ampullen der Selachier ein anderer Modus erdacht werden. Es müsste angenommen werden, dass von den Ganglienzellen der Kopfganglien Ausläufer an das Ectoderm gingen, durch dasselbe hindurchwüchsen, im Augenblick aber, wo sie aus dem Verbande der sie anfänglich umgebenden Ectodermzellen frei werden und in den Zwischenraum zwischen Ganglion und Ectoderm gerathen, sofort von einer Menge von Mesodermzellen umgeben würden. Diese Mesodermzellen würden sich aber nicht nur hier und da einem auswachsenden Achsencylinder anlegen, in der Weise, wie es Kölliker von den Nervenfäserchen des Froschschwanzes beschreibt, sondern sie würden sich, ich möchte sagen, in Vorrath dem allmählich sich ausziehenden Schleimcanalnerven zur Verfügung stellen. Dass diese Zellen, welche die supponirten Ausläufer der Ganglienzellen bis zum Ectoderm begleiten, sich durch ihr Gepräge und noch mehr durch ihren Reichthum an färbbarem Plasma gründlich von den umliegenden mesodermatischen Elementen auf den ersten Blick unterscheiden, wäre zwar auffällig genug, mag aber zunächst unberücksichtigt bleiben: es könnte ja sein, dass diese Zellen im Hinblick auf ihre Function als zukünftige Schwann'sche

Zellen bereits eine vorbereitende Differenzirung durchgemacht hätten oder sie in demselben Augenblick erreichten, in welchem sie, der Hypothese zufolge, dem von der Ganglienzelle her auswachsenden Achsencylinder sich anlagern. Nur müsste man freilich dann auch annehmen, dass diese vermeintlichen Mesodermzellen auch schon vorher in den Zellverband des Ectoderms eindrangen und dort bereits die Umscheidung des im Inneren des Ectoderms sich weiter anlegenden Nerven vornahmen.

Welche von diesen beiden Auffassungen der Nervenentstehung zu Recht bestehe, darüber haben die bisherigen Beobachtungen keine Sicherheit gegeben. Es kommt aber Alles darauf an, bei Wirbelthierembryonen die Entstehung und Entwicklung *solcher* Nerven zu verfolgen, die eine unzweifelhafte Entscheidung dieser fundamentalen Frage ermöglichen, ein Aut-Aut liefern.

Eine solche Situation scheinen nun in der That die Schleimcanäle in einem gewissen Stadium ihrer Bildung darzubieten, so lange sie noch einfache, obschon bereits zu größerer Länge ausgezogene Schläuche bilden, deren blindes Ende, die eigentliche Ampulle, etwas ausgedehnter ist und einen etwas größeren Durchmesser des Lumens als das Lumen der Gänge selbst besitzt, und so lange sie noch ohne die seitlichen Ausstülpungen bestehen, welche ihren Bau später vervollständigen. In solchen Stadien, also bei Embryonen von ca. 30—40 mm Länge, findet man sehr häufig, dass die nervöse Verbindung zwischen Ampulle und Ganglion, wenn man vom Stamm zu den Ästen, von diesen zu den Zweigen fortschreitet, auf eine Endverzweigung stößt, die factisch nur einer einzelnen Faser entspricht und dem Bilde entspricht, welches Hensen und Kölliker in ihren verschiedenen Publicationen von der Herstellung der Nervenfasern im Froschschwanze geben. Es kann demnach auch kein Zweifel darüber bestehen, dass die Kerne, welche diesen einzelnen Fasern der Schleimcanalnerven der Selachier angelagert sind, dieselbe Dignität haben, wie die, welche von Hensen und Kölliker als Schwann'sche Kerne bezeichnet werden, und von denen beide Forscher übereinstimmend behaupten, sie gehörten ihrer Provenienz nach dem Mesoderm an. Bestünde dieser Parallelismus zwischen Froschschwanznerven und Schleimcanalnerven zu Recht, so müssten auch die Kerne der Schleimcanalfaser mesodermatischen Ursprungs sein, eben so wie all die Kerne, welche den weiter centralwärts liegenden Zweigen, Ästen, dem Stamme und dem Ganglion selbst angehören mit Ausnahme der wenigen eigentlichen Ganglienzellen,

als deren Ausläufer Stamm, Äste, Zweige und somit auch die isolirten Fasern ja anzusehen sein sollen. Und hier treffen wir nun auf eine Situation, welche eben, wie ich oben sagte, die Gelegenheit für das Aut-Aut giebt.

Nach der Analogie der Bildungen, die HENSEN und KÖLLIKER beschreiben, sollte man erwarten, dass auch die Schleimcanalnerven als ganz dünne, aus einem schmalen, glänzenden Faden bestehende nackte Achsencylinder weiter verlaufen und sich verästelt oder unverästelt zwischen dem umliegenden Mesodermgewebe hindurch an die mehr oder weniger tief in den Innenraum des Kopfes eingestülpten und ausgezogenen Ampullenköpfe begeben, wo man sie denn entweder sehen oder auch nicht sehen könnte, je nachdem das Präparat gelungen ist. Was sich indessen nicht einmal, sondern viel hundertmal an den Schleimcanalnerven beobachten lässt, ist ein ganz anderes Bild.

Zunächst sieht man, dass die Kerne in immer kürzeren Intervallen auf einander folgen; dass sehr häufig Mitosen auftreten, und zwei Kerne von geringerer Länge dicht hinter, mitunter auch neben einander liegen; dass der Zellstrang selber homogen erscheint, und kein durchgehender hellglänzender Cylinder mehr in dem matteren Plasma der auf einander folgenden Zellen zu unterscheiden ist; dass dann eine Strecke folgt, in der die Kerne alle dicht auf einander folgen und sich sogar an einander abplatten, und dass schließlich der ganze Strang in eine etwas verbreiterte ovale oder kegelförmige Anschwellung mündet, welche an die Ampulle selbst anstößt, in sie einläuft (Taf. 15 Fig. 1—5, 14, 16). Die Kerne in dieser Anschwellung aber sind entweder cylindrisch, abgeplattet, oder rund; fast nie sieht man aber diese Anschwellung ohne eine oder mehrere Mitosen. Von ihr geht das Plasma an die äußeren Wandungszellen der Ampulle heran, und oft kann man Kerne der letzteren in diesen Anfangstheil der Ansehwellung hineinragen sehen. Die Contouren des Stranges oder der Faser sind überall sehr scharf gegen das umliegende Mesodermgewebe abgegrenzt, so dass der ganze Strang, so schmal er auch sein mag, sich mit größter Bestimmtheit von den übrigen Elementen des Embryonalkörpers unterscheiden lässt (Taf. 15 Fig. 1). Die Länge einer solchen Faser ist natürlich sehr verschieden und hängt von der Localität und dem Entwicklungsstadium ab: bei dem Exemplar des *Pristiurus*, das ich dieser Beschreibung zu Grunde legte, finden sich Fasern, deren Ampulle in der Querebene des Aquaeductus vestibulae gelegen ist, die man aber in ihrem Verlauf

bis über das Auge hinaus verfolgen kann, wo sie allmählich mit anderen ähnlichen zusammentreten und einen Zweig des Ophthalmicus superficialis bilden. Auf gewissen Schnitten dieses Embryos, die nicht streng horizontal, sondern etwas schräg gefallen sind, erscheinen diese einfaserigen aber vielkernigen Nervenstränge so zahlreich, dass man an das Bild eines Bahnhofes erinnert wird, auf welchem eine Menge Schienen neben einander laufen, die aber alle durch Weichen zu einander in Beziehung stehen, in einander laufen und schließlich in ein Hauptgeleise, nämlich hier den Nervenast münden — so streng bleibt jede einzelne Faser auf dem Haupttheil ihrer Länge ihrem unverzweigten, gestreckten Laufe getreu (Taf. 15 Fig. 18) und mündet erst dann in Zweige, diese in Äste und diese in den Hauptstamm und in das Ganglion ein.

Noch längere durch Aneinanderstoßen einzelner Schwann'scher Zellen gebildete embryonale Nervenfasern weist die von einem 53 mm messenden Embryo von *Scyllium catulus* hergenommene Fig. 15 auf Taf. 15 nach, während Fig. 14 den überraschenden Umfang der kegelförmigen Platten eines Embryos von *Scyllium canicula* von 35 mm Länge zeigt.

Es ist nun außerordentlich leicht, sich eine große Zahl von Ampullen mit anhängenden Nervenfasern in den verschiedensten Stadien der Entwicklung vorzuführen, wenn man Schnitte durch die Schnauze der Embryonen führt. Die Schnitte können in jeder der drei üblichen Schnittrichtungen ausgeführt werden (Taf. 14 Fig. 14, 15) — immer wird man dabei eine große Zahl von Ampullen verschiedener Länge und Entwicklungshöhe in jeder Schnittrichtung treffen und sich über die Beziehungen der Ampulle zu der Anschwellung und dem folgenden Zellenstrang resp. Nervenfaser ein klares Bild machen können.

Die Ampullen eines solchen Embryos von 28 mm Länge trifft man in verschiedenem Entwicklungszustande, da sie nicht alle auf einmal, sondern nach und nach entstehen. Der vom Ectoderm nach innen gerichtete Gang einer solchen Ampulle zeigt ein sehr schmales aber scharf begrenztes Lumen; die Wandungen bestehen aus einer doppelten Lage von Zellen mit großen Kernen, die aber nicht durchaus so gelagert sind, dass sie wie zwei in einander steckende Cylinder, den Hohlraum umgeben, sondern sich mehrfach durch einander schieben, so dass die Wandung mitunter auch nur eine Zelle breit ist. Auf lebhafte Vermehrung derselben deuten vielfache Mitosen beider, besonders aber der inneren Schicht hin, wodurch das Längen-

wachsthum sehr befördert wird, da die Mitosen niemals eine Verdickung der Wandungen zur Folge haben.

Das blinde Ende des sich so einstülpenden Ectodermcanals ist nun die eigentliche Ampulle. Sie hat längliche oft fast kuglige Gestalt und den doppelten Durchmesser des Ganges, dem sie ansitzt. Bei seiner Erweiterung zur Ampulle verliert der Gang seine Doppelschichtigkeit, und die Zellen ordnen sich als einfaches Cylinderepithel an, sind desshalb auch bedeutend länger, als die Zellen des Ganges und mit convergirend nach dem Lumen zu gerichteter Spitze, während der breitere Boden den Zellkern aufweist. Das Plasma ist homogen und erscheint als eine grau gefärbte matte Substanz durch die ganze Zelle. Fast immer sieht man eine oder mehrere Mitosen auch in der eigentlichen Ampullenwandung und darf daraus schließen, dass der Zellzuwachs auch an ihr ein eben so reger ist, wie an dem Gange, dessen blindes, ballonförmiges Ende sie bildet. Während sich aber leicht erkennen lässt, wie der Gang zu seinem rapiden Längenwachsthum eine starke Zellvermehrung braucht, ist die Masse der Mitosen an der ballonförmigen Ampulle weniger klar zu verstehen, da sie an Umfang durchaus nicht in demselben rapiden Maße zunimmt, wie die Gänge an Länge wachsen. Fasst man aber das blinde Ende der Ampulle ins Auge, so gewahrt man, dass die einfache Wandung an dieser Stelle mehrschichtig wird, und dass ihre Zellen in den anhängenden Strang hineinwachsen (Fig. 2—5). Je kleiner die Ampulle ist, um so besser kann man erkennen, dass ein ununterbrochener Übergang zwischen dem Plasma der Ampullenzellen und dem breiten Ansatz des erweiterten Stranges stattfindet, und dass Kerne aus der mehrschichtigen Bodenplatte der ersteren in die breite Anschwellung des letzteren übergehen und auswandern. Der kritische Punkt liegt eben an dem letzten Ende der Ampullenwandung, wo die Cylinderzellen der inneren Schicht, die das Lumen umgiebt, an eine Anzahl mit runden Kernen versehener Zellen anstoßen, zwischen sie hineinragen, und wo gleichfalls zahlreiche Mitosen auftreten. Es bildet sich also gerade an dem äußersten Ende der Ampulle ein Prolificationsherd für ihre Wandungszellen aus; die Producte dieser Prolification aber gehen unmittelbar in die anhaftende Verbreiterung des Stranges über, welcher eben so ununterbrochen in den einfasrigen Nerven weiter führt (Fig. 1 u. 15—17).

Je nach dem Entwicklungsstadium und auch nach der Selachier-

art. an welcher dieser Process beobachtet wird, kann man nun auch einige Abänderungen dieses Grundprocesses wahrnehmen. Bei *Pristiurus* sieht man fast immer den Ansatz des Stranges als eine Art von Kegelfläche dem convexen Boden der Ampulle sich anfügen, so dass im Profil die Ränder der Ampulle in die des Stranges unmerklich übergehen (Fig. 2 u. 4). Bei *Scyllium catulus* ist dagegen meist eine Art von Einschnürung zwischen der Ampulle und der ovalen Verbreiterung des Stranges zu sehen, die oft durch die Conservirung von der Ampulle abgetrennt erscheint und dadurch an die Bilder erinnert, welche in gewissen Anfangsstadien der Bildung der motorischen Nerven bestehen und als Ganglien der motorischen Spinalnerven beschrieben werden. Bei älteren Stadien, wo die Zellvermehrungsthätigkeit der Ampulle offenbar eine sehr viel größere ist, nimmt die Verbreiterung des Stranges mitunter so zu, dass ihr Durchmesser den der Ampulle erreicht oder gar überschreitet. Auch ist die Theilung und Vermehrung der Zellen in der Bodenplatte der Ampulle oft so groß, dass die innere Schicht der Cylinderzellen wie unterbrochen erscheint, und runde Zellen sich dazwischen gelagert finden, von denen aus plasmatische Brücken zu dem Strange führen; auch sind gerade an diesen Verbindungsstellen viele Mitosen zu finden.

Es scheint somit unzweifelhaft, dass die Bodenplatte jeder Ampulle den Hauptproductionsplatz für die Zellen bildet, aus welchen der anhaftende Strang besteht; der Strang selbst aber setzt das Vermehrungsgeschäft mit ungeschwächten Kräften fort, so dass es Stadien giebt, bei denen seine basale Verbreiterung nicht aus 10 oder 20, sondern aus 100 und 200 oder mehr Zellen besteht (Fig. 14) und gewiss nicht mit Unrecht jenen oben genannten Ganglien verglichen werden kann, welche sich bei Embryonen von Selachiern und Ganoiden an der Basis der motorischen Spinalnerven zuweilen vorfinden.

All diese Zellen und Kerne schieben sich nun auf dem weiteren Verlaufe des Stranges in den verschiedensten Intervallen an einander vorbei, aber so lange sie als Theile des Stranges erscheinen, immer in größerer Nähe bei einander, als die den eigentlichen Nervenfasern angelagerten Schwann'schen Kerne sich finden. In dem Strange sieht man selten oder nie, dass ein Kern über das zugehörige Plasma hervorrage: sie sind vielmehr alle vom Plasma eingeschlossen, ja, die basale Erweiterung und selbst der ganze Strang machen manchmal den Eindruck, als wären sie eine verschmolzene Masse

von Plasma mit einem Syncytium von Kernen. Erst wo die Kerne seltener auf einander folgen, und ihr ihnen zugehöriges Plasma sich an beiden Enden mehr auszieht, da treten, im Profil gesehen, die Kerne, mitunter in leichter Wölbung, über den geraden Contour des verschmälerten Stranges hervor. An diesen Stellen findet sich denn auch der Beginn der Differenzirung eines hellglänzenden Stranges, welche inmitten des grauen Plasma, am Kern vorbeiziehend, beobachtet wird. Es ist aber wohl zu bemerken, dass auch hier diese Bildung nicht als eine continuirliche Faser sich darstellt, sondern an verschiedenen Stellen, meist aber in der Nähe der einzelnen Kerne am deutlichsten unterschieden wird, so dass man wohl annehmen muss, sie entstehe an vielen Stellen zugleich und verbinde sich erst nachträglich zu einem Gesammtgebilde, dem Achsencylinder (Fig. 17 u. 18). Je weiter centralwärts man diese einzelnen Stränge verfolgt, um so continuirlicher wird der hellglänzende Cylinder, bis er schließlich als Nervenfaser in einen Zweig des Gesammtnerven einläuft. Ob es aber überhaupt ein einheitlicher Achsencylinder sei, was als hellglänzender Strang optisch zur Erscheinung kommt, oder nicht vielmehr eine Anzahl bereits individualisirter Fibrillen, das bleibe weiterer Ermittlung anheimgestellt: die genauere Prüfung der Querschnitte solcher Stränge macht es sogar wahrscheinlich, dass bereits früh solche Fibrillen in den einzelnen SCHWANN'schen Zellen in Mehrzahl gebildet werden und den Kern zu umgeben scheinen (Taf. 15 Fig. 9—13).

Wer diese immer und immer wiederkehrenden Bilder vorurtheilslos ins Auge fasst, wird kaum Zweifel empfinden, dass zwischen denjenigen Kernen und Zellen, welche den als Achsencylinder bereits deutlich erkennbaren, die letzte Verzweigung bildenden Ausläufer des Nerven einscheiden, und denjenigen, die sich an dieselben anschließen, in ihrem Plasma aber noch keinen Achsencylinder erkennen lassen und bis zu den ovalen oder runden Kernen und Zellen des basalen Zellhaufens gehen, kein anderer Unterschied obwaltet, als dass jene schmaler erscheinen als diese, weil sie stärker in die Länge gezogen sind. Aus demselben Grund sind auch die Kerne lang und cylindrisch, und umgiebt das Plasma in dünnerer Schicht den bereits erkennbaren Achsencylinder, ohne dass dieses Plasma und diese cylindrischen, Kerne außerhalb der feinen Membran befindlich wären, welche das ganze Gebilde vom umgebenden Mesoderm abtrennt. Wenn die langen, cylindrischen Kerne

und das sie umgebende Plasma, welches den darin befindlichen Achsencylinder einscheidet und außen eine feine Membran bildet, wirklich Schwann'sche Zellen und Kerne sind, sich aber nach der traditionellen Auffassung vom Mesoderm her auf den Nerven, der als Ausläufer einer Ganglienzelle gedacht wird, aufgelagert haben sollten, so müssten auch die sich daran anschließenden Zellen und Kerne, welche von dieser einzelnen Faser bis zur zugehörigen Ampulle gehen, gleichfalls als vom Mesoderm herrührend angesehen werden, und es müsste angenommen werden, dass sie entweder einen zwar nicht wahrnehmbaren aber doch latent vorhandenen feinsten Achsencylinder umgeben, oder aber ein Leitgebilde darstellen, das dazu bestimmt ist, die Bahn des weiter auswachsenden Nerven vorzuzeichnen. Im ersten Falle wäre es erstaunlich und mit den Wahrnehmungen, welche Hensen und Kölliker beschreiben, schwer zu vereinigen, dass die Zahl der zur Einscheidung des feinen Nerven bestimmten Zellen eine so außerordentlich große ist; ein hinreichender Grund für eine so große Zahl ist nicht erfindbar, da doch an den viel größeren und stärkeren Nervenzweigen viel weniger Zellen ausreichen, die Achsencylinder einzuscheiden. Im zweiten Falle wäre es fast noch erstaunlicher, dass Umhüllungszellen in Masse und im Vorrath auftreten und sich zu einem Strange zusammenlegen für ein Gebilde, das noch gar nicht vorhanden ist und, wenn es schließlich erscheint, so sehr viel geringer an Volum als der Strang selber ist. Auch ließe sich gar nicht absehen, wesshalb er im Vorrath angelegt werden musste, da doch Mesodermzellen überall vorhanden sind, welche sowohl das Ectoderm und die sich eingestülpten Ampullen und Schleimcanäle umgeben, als auch das Terrain bilden, durch welches die, der Voraussetzung zufolge, vom Ganglion her auswachsenden Nervenfasern auf Schritt und Tritt vordringen müssen, um zu ihrem Endorgane zu gelangen. Es bliebe dabei auch unerklärt, wesshalb diese von vermeintlichen Mesodermzellen ausgehende Strangbildung in nächster Nähe der Ampulle zu einer Verdickung anschwellen musste, wenn es sich doch nur darum handelte, Umhüllungszellen für feinste Ganglienzellausläufer vorzubilden; und eben so unerklärt bliebe es, wesshalb die den Ampullen nächstgelegenen Zellen dieser Verdickung mit ihrem Plasma — von dem die übrigen Mesodermzellen alle keine Spur aufweisen — in unmittelbaren Zusammenhang mit den Bodenzellen der Ampulle treten mussten.

Nun könnte man ja sagen, dass Hensen und Kölliker die Bildung gewöhnlicher sensibler Nerven im Froschschwanz beobachtet haben, nicht aber homologe Schleimcanal- oder diesen verwandte Seitennerven; Unterschiede könnten also wohl bestehen. Aber diese Unterschiede können schwerlich bis zu der Consequenz treiben, dass die Schwann'schen Kerne und Zellen sich in ihrer Entwicklungsweise bei der einen Kategorie der Nerven ganz anders als bei der andern betragen sollten; weisen doch die fertigen Nerven beider Kategorien keine wahrnehmbaren Unterschiede auf, und lassen sich doch auch bei den Selachiern feine letzte Ausläufer und Verästelungen von einfachen sensiblen Nerven in Menge, sogar dicht neben den Schleimcanalfasern beobachten, welche genau so aussehen, wie diese dünnsten, der Breite nach nur einen Schwann'schen Kern aufweisenden, vereinzelten Fasern. Nur darin unterscheiden sich diese feinen sensiblen Fäserchen von jenen, dass man sie nicht in ihrem Laufe verfolgen, also nicht feststellen kann, woher sie stammen, wohin sie gehen, wie die Phasen ihrer fortschreitenden Entwicklung sich gestalten. Gerade darin aber liegt der Vorzug der Schleimcanalnerven, dass man sie auf jeder Stufe ihres Entstehens, ihrer Entwicklung und in ihrem definitiven Bau mit größter Deutlichkeit auf Schnitten verfolgen und mit jeder Behandlungsweise bei den verschiedenen Arten der Selachier immer wieder auffinden und vergleichen kann.

Wollte man zu Gunsten resp. zur Bestätigung der Schlussfolgerung, dass dieser Zellstrang zwischen der Ampulle und dem letzten wahrnehmbaren Ausläufer der Ganglienzelle mesodermatischen Ursprungs sei, die directe Beobachtung aufrufen, so müsste man die Bildung dieses Stranges nach rückwärts aufsuchen und würde dabei zu constatiren haben, dass von Anfang an, d. h. von der Zeit an, da die Placodenbildung im Ectoderm beginnt, das Ectoderm dieser Regionen fortgesetzt in starker Thätigkeit bleibt und durch Theilung und Differenzirung seiner Zellen zu erkennen giebt, dass hier wesentliche Vorgänge stattfinden, während das Mesoderm keinerlei absonderliche Zeichen von Veränderungen erkennen lässt. Es kann keinen Zweifel leiden, dass an all den Stellen, wo im Laufe der späteren Entwicklung Papillen und Ampullen sich zeigen, Kerntheilungen und plasmatische Veränderungen der inneren Schicht des Ectoderms sich als die ersten sichtbaren Spuren derselben zu erkennen geben, und dass zwischen diesen Kernvermehrungen und plasmatischen Ansammlungen und den späteren Anhäufungen von Zellen am Boden der Ampullen, aus welchen jene Zellstränge her-

vorgehen, keine Unterbrechung durch irgend eine aus anderer Quelle stammende Zellvermehrung zu constatiren ist. Also eine wahrnehmbare, auf die Bildung solcher Zellstränge gerichtete, specifische Vermehrungsthätigkeit des Mesoderms ist nicht zu beobachten; wo aber eine dichtere Ansammlung von Mesodermzellen an dem inneren Contour des Ectoderms zu sehen ist, handelt es sich fast immer um eine Zusammendrängung der vorhandenen Elemente durch die Wucherung und das nach innen sich Vorwölben des Ectoderms, welches die Einstülpung der Papillen und Ampullen vorbereitet.

Nun bliebe noch die Möglichkeit übrig, die Zellstränge, welche von den Ampullen zu den Nerven gehen, als mesodermatischen Belag für Nerven zu erklären, welche aus der Ampulle gegen das Ganglion statt von dem Ganglion zur Ampulle hinwachsen und latent in dem Strange enthalten seien. Mit einer solchen Annahme wäre freilich zunächst das Fundament der Ausläufertheorie erschüttert, denn die Nervenfasern sollen ja eben als peripherische Enden der Ganglienzellen angesehen werden. Freilich trennen sich bei dieser Frage die Auffassungen von Kölliker und Hensen; Ersterer steht mit His auf dem exclusiven Anschauungsboden der Ausläufertheorie, während Hensen für den von Hause aus ununterbrochen zu denkenden Zusammenhang zwischen Endorgan — hier also Sinneszelle der Ampullen — und Ganglienzelle plaidirt, so dass die Faser sich als Brücke durch den ganzen Kopf des Thieres bis zum Ganglion des Trigeminus resp. des Facialis etc. erstrecke und damit eben sowohl der Endzelle als der Ganglienzelle zugehöre. Hensen schließt dabei ausdrücklich die Möglichkeit einer Verschmelzung von zwischenliegenden Zellen aus (vgl. Arch. Path. Anat. 31. Bd. 1864 pag. 67). Für die Verhältnisse der Entwicklung der Schleimcanalnerven ergäbe sich dadurch die Deutung, dass im Inneren jener Zellstränge, welche von der Ampulle ausgehen, eine Anzahl von latenten nervösen Fäserchen angenommen werden müssten, die mit den Bodenzellen der Ampulle in Zusammenhang ständen, durch die Zellstränge hindurchgingen und in einen Nervenzweig einliefen, der nachweislich ein einzelner embryonaler Achsencylinder ist, dessen Einscheidung durch einzelne, in bestimmten größeren Zwischenräumen auf einander folgende, hinter aber nicht neben einander liegende Schwann'sche Zellen besorgt wird. Nun bilden aber diese Bodenzellen der Ampulle, im Moment, wo sie als kleine Einsenkung im Ectoderm auftritt, noch entfernt nicht diejenigen Zellen, deren Natur

als Sinnesepithel erst nachher, nach völlig abgeschlossenem Differenzirungsprocess, klar wird und welche mit Nervenfibrillen in Zusammenhang stehen sollen. Man kann das sogar nicht einmal von denjenigen Zellen behaupten, welche den Boden der Ampulle in einem Stadium bilden, wenn die Schleimcanäle bereits eine ansehnlichere Länge erreicht haben: alle diese embryonalen Zellen des Ampullenbodens stehen in fortgesetzter Zellvermehrung, und noch deutet kein Umstand darauf hin, dass wir es mit dem Endpunkt dieser Differenzirung zu thun haben. Wenn also einige dieser Zellen von Anfang an durch Plasmabrücken mit den Ganglienzellen des Trigeminus oder des Facialis etc. verbunden bleiben sollten, so müssten sie sich schon vielfach getheilt oder der Länge nach gespalten haben, und dann bliebe es schwer zu verstehen, dass man nichts, aber auch gar nichts von dem Vorhandensein ihrer anhaftenden Fasern sehen könnte; merkwürdig aber müsste es doch auch bei einer solchen Voraussetzung bleiben, dass derart latenten Fasern eine so große Zahl von Mesodermzellen angelagert würden — und ganz besonders schwierig zu verstehen bliebe es, wie diese zahlreicheren Endfasern sich von dort wieder in einem Achsencylinder zusammenfinden, wie er doch nun einmal auf gewissen mittleren Stadien der Entwicklung zwischen Ampulle und Ganglion besteht, und dort nur eine geringe Zahl hinter einander folgender einscheidender Schwann'scher Zellen aufweist.

Hensen ist sich der Schwierigkeit dieser Annahmen für seine Auffassung auch wohl bewusst gewesen (l. c. pag. 68), hat sich aber durch das zweischneidige Argument zu helfen gesucht, die Ausläufertheorie begegne genau denselben Schwierigkeiten und müsse gleichfalls eine Längsspaltung der Nerven annehmen. Balfour hatte zwar Hensen's Auffassung principiell anerkannt, aber nicht zugeben können, dass beobachtbare Processe sie erhärteten; er nahm vielmehr an, dass auch die Schleimcanalnerven centrifugal an ihre Endorgane heranwüchsen. Sedgwick hat schließlich versucht, den Riss durch die Annahme zu überbrücken, dass sämmtliche Embryonalzellen mit einander in plasmatischer Verbindung stünden, und dass so die Hensen'sche Auffassung gestützt werden könnte — eine Auffassung, der sich zur Vermeidung der Annahme einer ursprünglich getrennten Anlage von Nervenwurzel und Endorgan, besonders für die motorischen Nerven, dann auch Gegenbaur und Fürbringer anschlossen.

Fragen wir nun aber unbefangen, ob irgend eine zweifellose

Thatsache existire, welche den sicheren Beweis liefere, dass die Schwann'schen Zellen und Kerne irgendwo de facto als mesodermatischen Ursprungs anzusehen, jede andere Provenienz für sie auszuschließen sei, so werden wir sehr bald erkennen, dass eine solche Thatsache nirgends existirt, dass vielmehr sämmtliche in dieser Richtung bestehende Behauptungen nur auf Annahmen beruhen. Dass dem so sei, werden wir nun auch von Neuem festzustellen in der Lage sein, wenn wir zunächst die Argumente ins Auge fassen, welche von Kölliker gegen Beard und mich gerichtet wurden (Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 76 ff.).

Das erste Argument lautet: »Wie Hensen und ich gezeigt haben, sind die ersten, im Schwanzsaume von Batrachierlarven auftretenden Nervenfasern alle kernlose, feinste, verästelte Fädchen.«

Dieses Argument beweist weder für noch gegen die mesodermatische Natur der Schwann'schen Zellen, da der Länge von Ausläufern embryonaler Nervenzellen, seien sie nun einfache Nervenzellen oder sogenannte Ganglienzellen, gar keine vorbestimmten Grenzen gesteckt sind, Hensen aber ausdrücklich annimmt, dass diese feinen Ausläufer wenigstens zum Theil als Stücke der Hornblattzellen anzusehen seien, welche Stücke somit ihren Kern und plasmatischen Mutterboden in der Epithelzelle und nicht in der Ganglienzelle fänden; erst die centralere Partie dieser Nervenfäden würde als Theil der centralen Ganglienzelle anzusehen sein. Hensen erörtert (l. c. 67) die großen Schwierigkeiten, welche ihm zufolge der Thatbestand im larvalen Froschschwanze für die Ausläufertheorie bildet, und giebt durchaus zu, die eigentliche Entwicklung der ursprünglich nackten Nervenfasern nicht beobachtet zu haben. Kerne hat er an den dicksten Nervenstämmen dicht an der Wirbelsäule und nahe am Rumpf wahrgenommen, später auch peripher. Diese Kerne gehören (l. c. pag. 60) »dünnen, blassen, äußerst langgestreckten Zellen an, welche den Achsencylinder so einscheiden, dass er in ihrem Inneren zu laufen scheint. Diese Zellen geben nicht anders Ausläufer ab, als da wo ein Nervenzweig abgeht, und hängen nicht mit den Parenchymzellen [d. h. also gewöhnlichen Mesodermzellen] zusammen. Früher schien es mir, als wenn sie aus letzteren hervorgingen, aber ich muss das nunmehr bezweifeln. Ich glaube jetzt, dass die Zellen von der Achse her an den Nerven entlang wachsen. In keinem Falle kann ich mich Remak's Angabe anschließen, als wenn in dem anfänglichen Nerven die Kerne und Scheide mit angelegt seien« etc.

Was Hensen gehindert hat, sich dieser Remak'schen Auffassung anzuschließen, erfahren wir leider nicht, ich vermuthe aber, dass die Ableitung der Spinalganglien aus dem mittleren Keimblatt, die Remak annahm, der Hinderungsgrund für Hensen's richtige Überzeugung war, die Nerven müssten durchaus vom Hornblatt d. h. vom Ectoderm abstammen. Sehr ausführlich argumentirt Hensen dann gegen die Meinung, die feinen Nervenfasern könnten an den Parenchymzellen enden. Obwohl man derlei Bilder oft vor sich habe, so sei es doch sicher, dass viele Fasern nicht an Parenchymzellen ihr Ende fänden, vielmehr an das Epithel herangingen.

Man muss diese Argumentation lesen, um den Gegensatz zu ermessen, in welchem mit den Hensen'schen Angaben steht, was Goette in seiner »Entw. d. Unke« pag. 516 von diesem Verhältnisse sagt. Goette lässt die feinsten Nervenfasern dadurch entstehen, dass von den größeren Stämmen durch eigenthümliche histologische Sonderung Zellbahnen des Bildungsgewebes (= dem Hensen'schen Parenchymgewebe) dem Nervensystem angepasst würden, mit anderen Worten, dass Mesodermzellen zu Nervenfasern würden durch Verbindung mit den bereits bestehenden größeren Nervenstämmen, wodurch es dann natürlich sehr leicht wird, derlei umgebildete Mesodermzellen überall enden zu lassen, am Epithel, an Hautsinnesorganen, Drüsen und Muskeln. Es ist desshalb wichtig, mit Goette's eigenen Worten festzustellen, woher sein »interstitielles Bildungsgewebe« stammt; dabei ergiebt sich, dass, »während die Anlagen der Ganglien mit den sich ihnen anschließenden Nervenstämmen sich unzweifelhaft in früher Zeit aus histologisch indifferenten Embryonalanlagen absondern, ihre peripherischen Fortsetzungen eben so unzweifelhaft nicht aus einer Ausdehnung, einem Wachsthum jener Anlagen hervorgehen, sondern dadurch entstehen, dass Theile des ursprünglich von verschiedenen Embryonalanlagen gelieferten, dann durch Dotterbildungszellen wesentlich vermehrten interstitiellen Bildungsgewebes sich jenen ersten Bildungen anschließen« (l. c. pag. 478). Auf pag. 490 aber schließt Goette Muskeln, Ganglien und Nervenstämme von den verschiedenen Embryonalanlagen aus, welche das Material zu dem interstitiellen Bildungsgewebe geben. Ob ein solches negatives Verdict indessen heute noch volle Geltung beanspruchen darf, mag wohl in Zweifel gezogen werden, ohne dabei im geringsten der Sorgfalt und Beobachtungsschärfe Goette's zu nahe zu treten. Wie Goette gewiss mit Recht gegenüber Kölliker die Schwierigkeiten betont, welche die Kleinheit und Undeutlichkeit der Embryonalzellen bei Amnioten

solchen Untersuchungen darbietet, so möchte ich auf die bekannten Nachtheile hinweisen, welche durch den Dotterreichthum der Embryonalzellen bei den meisten Amphibien gegenüber den viel klareren und deutlicheren Verhältnissen der Selachier gefunden werden, und es desshalb für mehr als zweifelhaft erklären, ob die Abwesenheit von Ectodermabkömmlingen im interstitiellen Bildungsgewebe der Amphibien wirklich mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden könnte, und ob nicht Elemente der Ganglienleiste oder anderer nervenbildender Embryonalzellen so oder so sich dem Mesoderm beimischen, wie es unzweifelhaft bei Selachiern geschieht.

Goette erhebt aber gewiss berechtigten Widerspruch gegen die Folgerungen der meisten Autoren aus ihren Beobachtungen an den durchsichtigen Schwänzen der Froschlarven, weil diese Beobachtungen fast durchweg an viel zu alten Larven angestellt seien. »Wer die Nervenanlagen nicht als einen Theil des Bildungsgewebes, als ein Netz von vielstrahligen Zellen, sondern als ein bereits gleichmäßiges Fadennetz kennen lernt, kann ihre Verwandtschaft mit den Sternzellen, mögen sie nun mit diesen Resten des Bildungsgewebes noch verbunden sein oder nicht, beliebig leugnen oder behaupten, dies aber nicht begründen.« Das ist gewiss richtig und bezieht sich nicht bloß auf die Angaben der Autoren über den Ursprung der Nervenfasern, sondern auch der sie begleitenden Kerne, resp. der Schwann'schen Scheiden, über deren Herkunft eben viel klarere Bilder entscheiden müssen, als Amnioten und auch Amphibien sie überhaupt bieten. Denn wie unklar auch die Anuren sind, geht wohl am besten aus dem Umstande hervor, dass Goette selber in der Entwicklung der Unke die Spinalganglien und ihre Nervenstämme, eben so wie Remak, aus den »Segmenten« (d. h. den Somiten oder Urwirbeln) und nicht aus dem Ectoderm ableitet (l. c. pag. 534). Wo das bei moderneren Untersuchungsmethoden noch zweifelhaft erscheinen kann, müssen eben sehr ungünstige Verhältnisse die Beobachtung des wirklichen Thatbestandes beeinflusst haben.

Aus allen diesen Gründen kann ich somit dem ersten Einwurf, den Kölliker an der eben genannten Stelle Beard und mir macht, keine irgend wie ausreichende Beweiskraft beimessen und wende mich zum zweiten, welcher lautet:

»Im weiteren Verlaufe treten an diesen Fädchen erst einige wenige, weit abstehende, im Verlaufe jedoch immer zahlreicher werdende Kerne auf, die als von außen aufgelagerte Mesodermzellen zu deuten sind.«

Und das war eben die Frage! Dass Kölliker die Verhältnisse so deutet, beweist noch nicht, dass in dieser Deutung nicht ein Irrthum unterlaufen, und dass nicht Andere geneigt sein könnten, in diesen Kernen Abkömmlinge von Ectodermzellen zu sehen. Kölliker eben so wenig wie die übrigen Autoren haben bei ihren Beobachtungen constatiren können, dass sich derlei Zellen und Kerne de facto der Nervenfaser an- resp. auflagern und sie dann auch nach Weise der Schwann'schen Zellen allmählich einscheiden, — und doch müsste das hier oder dort mal zur Beobachtung gekommen sein, wenn ein solcher Vorgang wirklich existirte. Vergleicht man, was Kölliker in seinem Aufsatz aus dem Jahre 1886 über die Bildung der Schwann'schen Zellen und Kerne sagt, so wird man nirgends eine unzweifelhafte Angabe über thatsächlich in dieser Richtung gemachte Beobachtungen finden. Kölliker schreibt zwar l. c. pag. 5: »Wenn an den Stämmen die Schwann'sche Scheide durch eine Anlagerung von Zellen sich bildet, wie bestimmte Thatsachen wohl unwiderleglich darthun —« ich weiß aber nicht, wo diese bestimmten Thatsachen niedergelegt und ob sie unwiderleglich seien. Auch bei der größten Achtung vor den Aussprüchen eines Veteranen wie Prof. v. Kölliker darf man doch auf sachliche Beweise in einer so tief greifenden Streitfrage nicht Verzicht leisten. Kölliker sagt auch (l. c. pag. 3) »— — ich gebe nach meinen jetzigen Erfahrungen Hensen in so fern Recht, als die jüngsten Larven an ihren Schwanznerven anfangs gar keine Kerne besitzen. Dann treten in der Nähe der Achse vereinzelte Kerne auf, welche später je länger je mehr auch an den Ästen und schließlich selbst nahe an den letzten Endigungen erscheinen. Dass die Kerne dieser jungen Nerven später zu denen der Schwann'schen Scheide sich gestalten, ist ganz sicher und kann man somit nach unseren jetzigen Anschauungen über den Bau der fraglichen Scheide mit Hensen weiter annehmen [!], dass diese Kerne Zellen angehören, die auf die primitiven Fasern sich auflagern [!]. Immerhin sei Angesichts der Bestimmtheit, mit der Hensen sich ausspricht, bemerkt, dass weder eine Isolirung der Zellen, noch der Nachweis etwaiger Grenzlinien derselben bis jetzt gelungen ist.« Kölliker fragt dann aber Angesichts dieser Angaben: »Woher stammen nun diese Elemente, die später unzweifelhaft zur Schwann'schen Scheide sich gestalten? Querschnitte von Batrachierlarven lehren, dass die Wurzeln der Rückenmarksnerven bei ihrem Austritte aus dem Mark noch keine kernhaltige Scheide besitzen, dass dieselbe erst außerhalb des Markes

von außen daran kommt. Die Frage ist somit, ob diese Scheide an den Stämmen selbständig auftritt und von da nach der Peripherie weiter wuchert, wie Hensen vermuthet, oder ob dieselbe überall in loco sich unabhängig bildet.« Und nun erörtert Kölliker das Pro und Contra dieser Alternative. So brauchbar nun auch diese Argumente sein mögen — eine unbezweifelbare Sicherheit geben sie schon darum nicht, weil die Möglichkeit der Beimischung ectodermaler Abkömmlinge inmitten des interstitiellen Bildungs- oder Parenchymgewebes, oder, wie ich kürzer sagen will, des Mesoderms nicht ausgeschlossen ist, von denen ebenso, wie von den embryonalen Ganglienleisten resp. Placoden der Selachier abgelöste Elemente sich dem Mesoderm auch bei Amphibien beigemischt haben können, und weil das spätere Auswandern von Medullarzellen mit den Kernen bei den motorischen Wurzeln nicht ins Auge gefasst worden ist. Unter keinen Umständen aber treffen wir bei den Darlegungen Köllikers oder Hensen's auf factische Nachweise über unzweifelhaft mesodermatische Herkunft der Schwann'schen Zellen.

Kölliker hebt in weiterer Begründung seines 2. Satzes hervor: »dass in gewissen Fällen solche kernhaltigen Stellen sich als einseitige Auflagerungen erkennen lassen«, und verweist auf die Figur 5 seiner Abhandlung in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Ich habe eine Menge ähnlicher Anlagerungen auch bei peripherischen sensiblen Nerven-Endverzweigungen der Selachierembryonen gesehen, daneben freilich auch in noch größerer Zahl die normalen, cylindrischen Kerne. Ob jene Auflagerungen aber wirklich Schwann'sche Kerne sind, waren oder werden, ist durch nichts erwiesen. Es ist selbstverständlich, dass auch an feinste Nervenfäden wie an alle übrigen Organe sich Zellenkerne und Zellenausläufer von Mesodermelementen anlegen können, ohne desshalb Schwann'sche Kerne oder Zellen zu sein oder zu werden; zu welchen Kategorien jene von Kölliker abgebildeten Kernmassen gehören, bleibt also dahingestellt — einen bündigen Beweis für die These der Anlagerung der Schwann'schen Zellen kann ich darin um so weniger sehen, als ja auch das Zugrundegehen Schwann'scher Kerne nicht ausgeschlossen ist, und die sonderbare Form und Beschaffenheit jener auf der Figur 5 dargestellten Anlagerungen eher den Eindruck anomaler Bildungen, als eigentlicher Kerne machen. Im Übrigen ist es ja auch sicher, dass in gewissen Präparaten auch die wirklichen Schwann'schen Kerne der dünnsten plasmatischen Nerven-

fasern fast immer den Eindruck des Angelagertseins machen, da der Achsencylinder durch die Länge der ganzen Zelle geht, und der Kern, im Profil gesehen, als ovale Anschwellung an einer Seite sich vorwölbt. Wenn nun aber auch, was ich gar nicht bezweifle, Mesodermzellen sich an die feinsten Ausläufer der Nerven ansetzen, so liegt das eben daran, dass diese Zellen wie Alles Übrige so auch die Nerven umgeben und desshalb auch mit ihnen an den verschiedensten Stellen in Contact treten können; zwischen einem solchen Angelagertsein und einer wirklichen plasmatischen Einhüllung und Einscheidung ist aber doch ein großer Unterschied. Desshalb will es auch nichts Entscheidendes bedeuten, wenn gelegentlich in solchen, den feinen Nerven angelagerten oder mit ihnen in Contact stehenden Zellelementen Pigmentkörnchen sich finden: die können sehr wohl aus der Nachbarschaft an oder auf die einscheidende Zelle gekommen sein, ohne ihr von Hause aus anzugehören.

Das dritte Argument Kölliker's besagt: »an bereits dunkelrandig gewordenen feinen Nervenfasern treten an den Einschnürungsstellen feinste, kernlose, verzweigte Fäserchen als Äste des Achsencylinders auf (l. c. Fig. 9), die im Laufe zu neuen reichen Verzweigungen sich gestalten, die kernhaltige Stellen besitzen, wodurch vielleicht am schlagendsten bewiesen wird, dass die Nervenfasern nicht aus Zellreihen hervorgehen«. Dieses Argument bietet einige Zweifel und Unsicherheiten sowohl dem Inhalt als der Form nach. Dass Nerven resp. Achsencylinder sich verästeln können, ist um so weniger zu leugnen, als der banalste Augenschein, auch an dem Schleimcanalnervensystem, diese Verästelung in außerordentlichem Umfange nachweist. Dass also verästelte Achsencylinder, dass Schlingen und Anastomosen vorkommen, bleibt selbstverständlich. Wenn aber an solchen Schlingen, Anastomosen und feinsten Verästelungen sich weiterhin »kernhaltige Stellen« finden, so beweist das noch nicht, dass die betreffenden Kerne an- oder aufgelagert sind. Das könnte nur dann als Beweis angesehen werden, wenn von vorn herein zugestanden oder der Nachweis gelungen wäre, dass der Achsencylinder in seinem ganzen Verlaufe von der Ganglienzelle bis zum peripherischen Endorgan und mit all seinen Verzweigungen nur die Verlängerung eben dieser einen Ganglienzelle wäre. Das ist aber gerade erst zu beweisen, kann also nicht als Voraussetzung angenommen werden. Wenn der peripherische Nerv nach Beard und mir — und einer immer größer werdenden Zahl anderer Forscher — aus einer Anzahl mit einander verbundener Zellen

besteht, so könnten derlei Verzweigungen eben so gut bestehen, aber anders zu Stande gekommen sein, z. B. durch Theilungen Schwann-scher Zellen, deren Plasma in einer anderen Richtung, als in der des bestehenden Achsencylinders, einen neuen Achsencylinder bildete, welcher, von der Verbindung zweier Schwann'scher Zellen abgehend und dort mit dem bestehenden Nerven seine Verbindung herstellend, in senkrechter oder anderer Richtung durch das Mesoderm zöge und bei seinem ausgedehnten Wachsthum erst an einer weiter entfernten Stelle seinen Kern zeigte. Eine solche Theilung der Schwann'schen Zellen wird ja auch von Kölliker, Hensen etc. angenommen, freilich ohne dass dabei aus dem Plasma der auf diese Weise neu entstandenen Zelle auch ein neues Stück Achsencylinder hervorginge. Meinerseits sehe ich auch nicht die geringste Schwierigkeit in der Annahme, dass solche Nervenzellen, sich vom Ectoderm oder von den embryonalen Nervenzellen loslösend, frei im Mesoderm existiren und, allmählich zu Fasern auswachsend, mit ihren freien Enden sich an benachbarte Nerven ansetzen und so neue Zweige und sogar netzförmige Verästelungen und Anastomosen bilden. Eine solche Annahme hat mindestens eben so viele Möglichkeit, ja, Wahrscheinlichkeit wie die des Auswachsens einer einzelnen Ganglienzelle durch die oft außerordentlichen Räume und Entfernungen des Ganglions von dem Endpunkte seiner Fasern und lässt sich vielleicht noch leichter in unsere herkömmlichen Auffassungen einreihen, als die Annahme Goette's von der durch Contact geschehenden Umwandlung des »interstitiellen Bildungsgewebes« in Nervenfasern, oder als Hensen's Hypothese von der fortgesetzten Längsspaltung der von Hause aus bestehenden und sich immer weiter ausziehenden Faser zwischen Ganglienzelle und ectodermatischen Sinneszellen.

Wenn Kölliker an vierter Stelle sich auf die Verhältnisse der motorischen Nerven bei Vögeln und Säugethieren beruft, welche aus kern- und zellfreien Bündeln feinster markloser Nervenfäserchen und einer Hülle von mesodermatischen Zellen bestehen, die erst nach und nach in das Innere hineinwachsen, so kann das wiederum in gewissem Sinne als Petitio principii angesehen werden. Ich kann mich dem gegenüber auf die von mir selbst, von Beard, van Wijhe, Balfour u. A. beobachteten Verhältnisse bei der Entstehung der motorischen Nerven der Selachier berufen, denen bei ihrem allerersten Erscheinen sofort Kerne beigemischt sind, über deren Herkunft allerdings dieselben Zweifel geltend gemacht werden können, welche ich u. A. den Angaben Kölliker's, His' u. A. entgegenstelle.

Ich habe desshalb auch in den drei letzten Jahren meine Aufmerksamkeit der histogenetischen Entstehung der motorischen Nerven wieder zugewandt und habe an den feineren motorischen Nervenwurzeln der Occipitalsegmente und des Abducens von Neuem Gelegenheit gehabt, das Auftreten der allerersten Spuren derselben zu beobachten. Nur wenn man annehmen will, dass Zellen und Kerne des Mesoderms in den Zellverband des Medullarrohres erst eingewandert sind, ehe sie wieder mit den Wurzeln austreten, lassen sich die Kerne, die den ersten Ausflüssen der motorischen Wurzeln beigemischt sind, als Mesodermkerne in Anspruch nehmen — sonst nicht. Nun steht es ja fest, dass Mesodermelemente in das Medullarrohr einwandern, zur Bildung der Blutgefäße. Aber das findet wesentlich später statt, als die ersten plasmatischen Ausflüsse zur Bildung der motorischen Nerven geschehen, und hat schließlich einen physiologisch-morphologisch begreifbaren Grund, denn die Gefäße brauchen Wandungen, die nur aus Zellen des Mesoderms geliefert werden können. Wozu aber Mesodermzellen sich in das Medullarrohr erst eindrängen sollten, um dann in beträchtlicher Zahl und unter Mitosenbildung mit den Plasmaausflüssen des Medullarrohrs wieder auszutreten — das bliebe unverständlich. Wenn Achsencylinder, wie es nach Kölliker und vielen Anderen bei den höheren Thieren geschehen soll, ohne vorhergehende Einwanderung von Mesodermzellen austreten können, und wenn sich erst nachträglich Mesodermzellen an dieselben anlagern sollen, so wäre es sonderbar zu behaupten, dass bei den Selachiern erst eine latente Einwanderung derselben in den Zellverband des Medullarrohres angenommen werden müsse, um die auswandernden Kerne als Mesodermelemente ansehen zu dürfen. Eine solche Einwanderung beobachtet zu haben, wird Niemand behaupten wollen — es besteht auch gar kein Zwang zu einer solchen Annahme, da doch Mesodermzellen genug um das Medullarrohr herumliegen, die eben so die Achsencylinder der Selachier einscheiden könnten, wie es bei den Amnioten geschehen soll. Mit Ursprungszeugnis versehen sind natürlich die Kerne nicht, welche mit den ventralen Plasmaausflüssen als erstes Stadium der motorischen Nerven aus dem Vorderhorn des Medullarrohres austreten, und so mag man meinethalben weiter bezweifeln, dass sie ectodermalen Ursprunges seien — Wer aber die sehr übersichtlichen Präparate von Selachiern gesehen hat, wird schließlich die Zweifel überwinden und in diesen auswandernden Kernen Medullarkerne erblicken. Aber vielleicht dient auch hier eine Betrachtung dazu,

die Gegensätze der Beobachtung und der Auffassung zu mildern. Es ist charakteristisch für die Anfänge der motorischen Nerven der Selachier, dass sie überhaupt nicht als »Bündel feinster markloser Nervenfäserchen, sogenannter nackter Achsencylinder« austreten, sondern dass sie, wie ich das schon früher mehrfach hervorgehoben habe, als Plasmamassen, oder, wie ich es nannte, als »plasmatische Ausflüsse« den Verband des Medullarrohres verlassen, in welchen Ausflüssen erst später sich Achsencylinder durch Differenzirung des Plasmas bemerkbar machen. Es wäre also nicht unmöglich, dass bei den Amnioten die Differenzirung des Plasmas der Medullarzellen bereits im Innern des Medullarrohres vor sich ginge, die Achsencylinder als feinste Fäserchen austräten, eine große Strecke als solche durch das Mesoderm hindurch bis zu den Muskelfasern auswüchsen, und dass erst spät die dazu gehörigen Zellen und Kerne aus dem Medullarrohr austräten, so dass sie in Folge dieses späten Austretens als Mesodermzellen und Kerne aufgefasst werden könnten. Denn dass bei den Selachiern Medullarzellen Schwann'sche Kerne, Scheiden und all die übrigen Producte derselben bilden, bei den Amnioten aber dieselben Gebilde von Mesodermzellen hergestellt würden, wird, ich wiederhole es, wohl Niemand für wahrscheinlich halten. Dass aber auch bei Selachiern die Ausläufer von Nervenzellen sehr lang und fein gerathen und als solche wie marklose Nervenfasern der höheren Thiere erscheinen können, geht aus den Wurzelfasern z. B. des Vagus und Glossopharyngeus sowie des N. lateralis hervor, die vielfach — aber nicht ausnahmslos! — als kernlose feinste Fasern in das Medullarrohr hinein wachsen und, wie ich auf pag. 131 der 19. Studie dargestellt habe, sogar die »Gerüstzellen« und Kerne des Medullarrohres vor sich herschieben und als ein Knäuel solcher feinster Fasern sich dann den Faserbahnen des Hinterhirns beimischen, ohne dass mehr als hier und da einmal einzelne Kerne sich sehen ließen. Es wäre also nicht unmöglich, dass ähnliche Verhältnisse bei den motorischen Fasern der Amnionembryonen sich ereignen, und die peripherischen Enden zunächst als besonders lange feine Fäserchen austreten, ehe die Kerne nachfolgen.

Von den Argumenten, welche Kölliker aus der Beschaffenheit und der Entstehungsweise der Nervenbahnen des Centralnervensystems entnimmt, sehe ich hier um so lieber ab, als ihre Beweiskraft zunächst keine directe ist, und ich an anderer Stelle darauf zurückzukommen hoffen darf. Ich lasse mir hier daran genügen, die

direct vom peripherischen Nervensystem hergenommenen Argumente Kölliker's als keineswegs einwandsfrei charakterisirt zu haben.

Mit dem Fallenlassen der Ausläufertheorie, auf Grund der bei der ontogenetischen Entstehung der Schleimcanalnerven beobachteten Thatsachen, ist nun aber durchaus nicht die Anerkennung der Hensen-Sedgwick-Gegenbaur-Fürbringer'schen Theorie vom uranfänglichen, schon im Embryo bestehenden und festgehaltenen Faser- oder Plasmazusammenhang zwischen Anfangs- und Endpunkt, resp. centralen und peripherischen Endstationen einer primären Nervenbahn involvirt.

Bekanntlich ward Hensen zur Aufstellung dieser Theorie gedrängt durch die Unwahrscheinlichkeiten, die sich in seiner Vorstellung der Annahme der Ausläufertheorie entgegenstellten (Hensen 9 pag. 67).

Es ist lehrreich, sich den Anfang dieser jetzt so weit verbreiteten und so eifrig vertheidigten Lehre gegenwärtig zu halten. Es heißt a. a. O. pag. 66:

»— Wir wollen nunmehr noch einmal zur Entwicklung der Nerven zurückkehren und fragen, ob gar nichts zu finden ist, was über die Entwicklung der nackten Nervenfasern Aufschluss giebt.«

»Die Bildung der Nerven selbst kam nicht zur Beobachtung, da diese schon in den frühesten Stadien in proportionirter Menge sich nachweisen ließen, dass jedoch die Nerven sich nicht aus verwachsenden Zellen bilden, war sicher genug zu constatiren.« (Von mir gesperrt gedruckt!)

»Es liegt nun zunächst nahe, den neueren Forschungen über die Entwicklung der Longitudinalstränge des Rückenmarks entsprechend, anzunehmen, dass die Nerven zu irgend einer Zeit von den Ganglienzellen des Rückenmarks aus in die peripherischen Theile hineinwachsen. Es hat diese Annahme, abgesehen davon, dass noch nirgends das wachsende Nervenende selbst gesehen ward, ungemeine Schwierigkeiten für unsere in Rede stehende Localität. Die auswachsenden Nerven können schwerlich dicker sein, als die dicksten Nervenstämme, die man in der ersten Zeit der Schwanzbildung wahrnimmt, diese sind aber noch so fein, dass 30 von ihnen noch kaum die Dicke gewöhnlicher Achsencylinder erreichen. Solche Nerven sollen nun Strecken von $^1/_{10}$ mm und darüber in sehr gestrecktem Verlauf ohne Anhaltspunkte durchwachsen und merkwürdiger Weise sich dabei nicht in der Mitte, sondern in dem Epithelsecret ganz dicht an der Oberfläche halten, bis sie sich endlich in noch weit feinere Zweige auflösen. Wenn

nun diese nur ein Netzwerk bildeten, wäre die Sache noch einfacher, da aber jeder schließlich in eine Epithelzelle geht und das, bei den Sinnesorganen wenigstens, in ganz genauer Vertheilung, so müsste man hier Kräfte völlig ungewohnter und räthselhafter Art ins Spiel ziehen.«

Diese Kritik der Consequenzen der Ausläufertheorie, zusammen mit der vermeintlichen Sicherheit, an das Zustandekommen der Nerven durch verwachsende Zellen sei nicht zu denken, drängt nun Hensen dazu, eine dritte Art möglicher Nervenbildung zur Erwägung vorzulegen. Diese dritte Art ist aber die Vermuthung: »dass die Endzelle der Nerven zu keiner Zeit von dem Ursprungsganglion getrennt sei, sondern durch einen Faden, den Nerven, stets mit einander im Zusammenhang bleibe .... Wenn wir einmal willkürlich den Beginn der Achsenplatte oder der Primitivrinne als Anfang dieses Processes setzen, so würden von diesem Zeitpunkt an die Zelltheilungen im Hornblatt, in der Achsenplatte sich nicht mehr ganz vollenden, sondern es würde jede Zelle mit der Schwesterzelle im Zusammenhang bleiben .... Wenn jedoch diese Zelle sich von Neuem theilt, spaltet sich auch ihr Verbindungsstrang mehr oder weniger vollständig. Diese letztere Annahme der Spaltbarkeit der Nerven konnte Bedenken erregen, aber wenigstens ist sie ganz eben so unumgänglich, wenn wir ein Auswachsen annehmen, denn mit dem Wachsthum des Schwanzes und der Vermehrung der Endapparate würde vernünftiger Weise auch eine Spaltung angenommen werden müssen .... Die getheilten Nerven rücken dann mit der Zeit aus einander, ein Vorgang, der mit den Wachsthumsverhältnissen des ganzen Parenchyms sich genügend erklärt. Wenn nun jede Theilung eine unvollkommene ist, führt das, wie man leicht sieht, mit der Zeit zu einem unendlichen Netzwerk von Fasern. Wenn ich annehme, dass von diesem Netzwerk nur dasjenige zurückbleibt, und sich erhält, was für den Körper verwendbar ist und benutzt wird, die nicht thätigen Wege atrophiren, so würde das der natürlichen und gangbaren Anschauung entsprechen und zugleich mit dem übereinstimmen, was wir von der Einrichtung des Nervensystems wissen.«

Nach dieser Auseinandersetzung bemüht sich Hensen dann, einige Schwierigkeiten der Hypothese wegzuerklären, was meiner Meinung nach nicht ganz gelungen ist; dann aber, pag. 71, heißt es wörtlich: »Wenn die Embryologen von einem Auswachsen der Nerven in die Extremitäten hinein sprechen, so heißt das doch weiter nichts als,

dass zu einer gewissen Zeit der Nerv als Ausläufer des Marks sichtbar wird. Dieser Befund kann bei der absatzweisen Beobachtung, die wir üben müssen, sich völlig so erklären, dass, nachdem durch die Vermehrung der Endorgane die vorhandenen Nerven genügend vermehrt sind, nachdem sie durch das Längenwachsthum der Extremität selbst lang geworden und sich dichter an einander gelegt haben, sie nunmehr als besonderer Gewebszug klarer hervortreten. Ein eigentliches Auswachsen, ein wirkliches Aufhören der Nerven an irgend einer Stelle seines späteren Verlaufes hat noch Niemand gesehen. Die Erfahrungen über Nervenregeneration sprechen nun allerdings entschieden genug dafür, dass die Nerven die Fähigkeit haben, auszuwachsen. Wenn sie dann in vorgebildeten Bahnen auf einen gleichfalls des Endapparates ermangelnden anderen Nerven stoßen, können sie sich mit ihm organisch verbinden. Aus diesem Verhalten lässt sich jedoch noch kein Beweis für eine physiologische Bildung der Nerven durch Auswachsen ziehen.« Und dann schließt Hensen seine Auseinandersetzung mit folgendem durch gesperrten Druck hervorgehobenen Ausspruch: »Ich bezweifle, dass irgendwo vom Centralorgan oder im Centralorgan Nerven frei auswachsen, um ihren physiologischen Endapparat zu suchen, und sich mit ihm zu verbinden, denn die Thatsachen gestatten die Annahme, dass alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden sind.«

Es wird Niemand leugnen, dass diese Hypothese geschickt ausgedacht und dargestellt sei; ihr Wachsthum und Umsichgreifen beweist, wie viele Resultate der späteren Forschung mit den von ihr aufgestellten Gesichtspunkten sich auszugleichen gesucht haben. Wir werden weiterhin erörtern, wie sich die motorischen Nerven im Lichte der Hensen'schen Hypothese verhalten — hier will ich sie mit den Thatsachen confrontiren, welche die beobachtbare Entwicklung der Schleimcanalnerven ergeben haben.

Es kann keinen Augenblick in Zweifel gezogen werden, dass diese Thatsachen mehr mit den Hensen'schen Grundanschauungen harmoniren, als mit der Ausläufertheorie. Die fortgesetzte Theilung von Zellen des Hornblattes, die Hensen voraussetzt, wird durch die fortgesetzte Prolification repräsentirt, welche seitens des Ectoderms zunächst in Gestalt der Bildung der Placoden, dann der Zellenbrücke zwischen Ectoderm und Ganglien zur Herstellung der Stämme der sogenannten dorsalen oder Schleimcanalnerven vor sich geht, um

dann innerhalb des Ectoderms selbst weiter fortzuschreiten und schließlich an den ins Innere des Embryonalkörpers sich einstülpenden Ampullen ununterbrochen weiter fortzufahren bis zur Herstellung des ganzen Zellmaterials, das wir zur Bildung all der Äste, Zweige und letzten Ausläufer eines Schleimcanalnervensystems kennen gelernt haben. Von der HENSEN'schen Vorstellungsweise trennt uns aber erstens das nachträgliche Einwachsen der später als Wurzeln benannten Ausläufer dieses ganzen Nervensystems in das Centralnervensystem, und zweitens die Natur des scheinbaren Syncytiums, die dies ganze Nervensystem annimmt zufolge der meines Erachtens beobachtbaren Thatsache der Verschmelzung unzähliger Ectodermzellen zur Herstellung der Achsencylinder dieses ganzen Nervenfasergebietes.

Um der HENSEN'schen Vorstellung sich anzunähern, müsste für die Bildung der Schleimcanalnerven nur noch genauer festgestellt werden, welches die erste Ectodermzelle sei, die bei der Placodenbildung in Zusammenhang mit den Zellen der Ganglienleiste tritt, und ob für dies Zusammentreten sich noch ontogenetische Zwischenglieder irgendwelcher dauernden oder vorübergehenden Art auffinden lassen, die zwischen Placoden und Ganglienleiste phylogenetisch nähere Beziehungen annehmen lassen. Gelingt ein solches Bestreben nicht, so muss davon Abstand genommen werden, zwischen dem lateralen Nervensystem — als welches im Gegensatz zum spinalen die eigentlichen aus den Placoden herrührenden Kopfganglien und die von ihnen ausgehenden peripherischen Nerven anzusehen sind — und dem spinalen sowohl wie dem centralen einen Leitungszusammenhang, wie ihn HENSEN postulirt, als primordial vorauszusetzen; vielmehr würde das laterale Nervensystem als ein dem centralen primordial coordinirtes anzusehen sein, und desshalb auch kein uranfänglicher Faserzusammenhang, sei es nach HENSEN'scher oder SCHWANN'scher Auffassung, zu erwarten sein. Wenn trotzdem im Embryo schon ein Einwachsen von Ausläufern der lateralen Zellkettenfasern in das Centralnervensystem stattfindet, so lässt sich doch feststellen, dass es sich um ein nachträgliches Eindringen solcher Fasern in den Complex der autochthonen Faserbildung des Centralnervensystems handelt, nicht um ein Ausziehen oder auch nur um eine Kettenbildung zwischen lateralen Ectoderm- und centralen Medullarzellen. Es ist freilich sehr irreführend, dass diese in das Centralnervensystem eindringenden Fasern des lateralen Nervensystems als »Wurzelfasern« der Kopfganglien und ihrer Nerven von

Alters her bezeichnet werden, während sie geradezu die äußersten und terminalsten Fasern des lateralen Systems vorstellen, dessen wirkliches Wurzelgebiet eben im lateralen Ectoderm resp. in dem von ihm gebildeten Schleimcanalsystem zu erblicken sind — aber eine solche Terminologie kann die richtige Auffassung der Natur und Bedeutung dieser sogenannten Wurzelfasern nicht hindern — und desshalb kann für die sensiblen Nerven des Schleimcanalsystems die Hensen'sche principielle Auffassung auch nicht voll acceptirt werden. Nur so weit es sich um die Bahn zwischen den Ganglienzellen der Kopfganglien und dem Endpunkt der peripherischen Bahn innerhalb der Ampullen und anderer Theile des Schleimcanalsystems handelt, und bei Zugrundelegung der Schwann'schen Lehre vom Verschmelzen der in endloser Prolification erzeugten Zellen und Kerne, kann die Vorstellungsweise Hensen's bei dem Schleimcanalnerven durchgeführt werden.

Wie es sich mit den übrigen, nicht von den Placoden sondern von den Spinalganglien, also vom Material der Ganglienleiste erzeugten sensiblen Nerven verhält, soll an dieser Stelle nicht erörtert werden: es fehlen noch wichtige Beobachtungsthatsachen, um hierüber zu einem annehmbaren Gesammtbilde zu gelangen.

Wohl aber halte ich es für geboten, die Hensen'sche Hypothese für das Gebiet der motorischen Nerven einer eingehenderen Besprechung zu unterziehen, da sie sonderbarer Weise gerade auf diesem Gebiete die größte Anerkennung gefunden und eine Anzahl von Erörterungen hervorgerufen hat, die von dem hier vertretenen Anschauungsboden der Zellkettentheorie aus eine eingehende Beleuchtung beanspruchen.

Hensen hat seine Hypothese im Jahre 1864 veröffentlicht, hat aber bei ihrer Auseinandersetzung sichtlich mehr die sensible als die motorische Sphäre im Auge gehabt. Der Umstand, dass vergleichend-anatomische Gesichtspunkte sich mit ihr associirten, hat es bewirkt, dass die Hensen'sche Hypothese, trotz des fast einstimmigen Widerspruchs der beobachtenden Embryologen, dennoch in den Vordergrund der theoretischen Erörterungen über das Zustandekommen der Beziehungen zwischen Nerv und Muskelfaser getreten ist. Aus den Bestrebungen Gegenbaur's und seiner Schule, die Homologien des Skelettes durch die an ihm befestigte Muskulatur zu eruiren, die Homologien der Muskulatur wiederum durch ihre Innervation zu begründen, ergab sich das Postulat, zwischen Nerv und Muskel eine primordiale Zusammengehörigkeit anzunehmen.

Anfänglich begnügte sich die vergl. Anatomie mit einer mehr oder weniger empirischen Annahme; durch die KLEINENBERG'sche Neuromuskeltheorie steigerte sich indess ihr Bedürfen nach einer deducirbaren Doctrin, und da auch eine Äußerung C. E. v. BAER's in jene Anschauungsweise hineinpasste, so ward die HENSEN'sche Hypothese zur Grundlage einer Doctrin, in deren Durchführung GEGENBAUR und FÜRBRINGER wetteifern. Während GOETTE HENSEN's Hypothese »als rein willkürlichen Vermuthungen« jeden Werth gegenüber den Resultaten seiner positiven Beobachtungen abspricht, und die HENSEN'sche Behauptung »ein eigentliches Auswachsen, ein wirkliches Aufhören der Nerven an irgend einer Stelle seines späteren Verlaufes hat noch Niemand gesehen« (l. c. pag. 71) von HIS u. A. mit vollem Rechte zurückgewiesen wird, erklärt GEGENBAUR in seiner letzten Publication am Schlusse einer theoretischen Auseinandersetzung der Beziehungen zwischen Nerv und Muskel (8 pag. 614):

»Die Auffassung des Muskels als Endorgan der Nerven hat vielen Widerspruch erfahren (GOETTE, HIS etc.). Muskel und Nerv sollen von Hause aus nichts mit einander zu thun haben, denn die Nervenfaser ist ursprünglich von der Muskelfaser getrennt und wächst erst secundär zu ihr. Das lehrt die exacte Forschung. Exact? Das Actum, d. h. die Thatsache ist doch nur, dass eine Nervenfaser in einem bestimmten ontogenetischen Stadium uns bis zu einem gewissen Punkte erkennbar ist, und darüber hinaus erst später wahrgenommen wird. Woher weiß denn der „exacte" Forscher, dass seine technischen Hilfsmittel, die ihm ein Stückchen Nervenfaser zeigten, ausreichend waren, um das scheinbare Ende als wirkliches Ende, d. h. als etwas, das nicht mehr weiter geht, zu behaupten? Es gehört doch auch zur Erfahrung, dass Reagentien bei der Darstellung von Nervenfasern nur an dem, in einem gewissen Stadium befindlichen Objecte wirksam sind. Verlangt nicht die exacte Forschung auch diese Thatsachen in Betracht zu ziehen? Etwas mehr Vorsicht hätte die Thatsache als ein scheinbares Ende behandelt: die Nervenfaser ist anfänglich nur eine Strecke weit gesondert erkennbar und die Wahrnehmbarkeit schreitet fort, bis der Nerv zum Muskel gelangt ist [?!]. Das hätte der Thatsache mehr entsprochen. Und etwas mehr Vorsicht hätte jene andere Behandlung geboten. Denn wie soll es kommen, dass immer derselbe Nerv zu demselben Muskel „wächst", oder dass eine auswachsende Nervenfaser nicht auch einmal anderswohin geräth? Endlich, wer der Ontogenese in allen Stücken phylogenetischen Werth zulegt,

der muss ein Opfer des Intellects bringen [?], indem er für die Vorfahren der Wirbelthiere Zustände annehmen muss, in welchen Nerven und Muskeln ohne Zusammenhang unter einander thätig waren! Aber auch ohne Rücksicht auf die Ontogenese ist der Muskel ein Endorgan der Nerven, nachdem der Nerv in ihm endet und er selbst als Organ von letzterem den Reiz zu seiner Contraction empfängt.« [?]

Diese in mehr als einer Beziehung unverständlichen Aussprüche werden gewiss Vielen auffällig erscheinen, da sie eine ganz neue Haltung des berühmten vergleichenden Anatomen gegenüber der Beweiskraft demonstrirbarer Thatsachen involviren und den Begriff der Exactheit in sonderbares Licht rücken. Es scheint aber, als wenn der Hensen'sche Ausspruch, noch Niemand habe das Ende eines auswachsenden Nerven gesehen, eine Art fascinirender Kraft ausgeübt habe, denn auch Fürbringer greift His in ausführlicher Auseinandersetzung und mit ähnlichen Argumenten an. So wenig ich aber für die Ausläufertheorie eintrete, so muss ich doch His darin durchaus Recht geben, dass an eine primordiale Verbindung zwischen Muskel und Nerv im Embryo nicht zu denken sei. Und zwar muss ich diese Meinung mit um so größerer Bestimmtheit als Folge meiner vieljährigen autoptischen Beschäftigung mit diesen Fragen aussprechen, als Fürbringer die Äußerung macht (l. c. pag. 738): »Von den angeführten Hypothesen dürfte diejenige, welche eine secundäre Verbindung ursprünglich getrennter und von einander entfernter Nerven- und Muskelelemente annimmt, zur Zeit die meisten Anhänger zählen. Zum Theil mag das an den fortgesetzt und immer mit der gleichen Überzeugungstreue wiederholten Behauptungen von His liegen etc.« Die immer gleiche Überzeugungstreue von His ist für Niemand auffällig, der ernstliche ontogenetische Arbeiten über die Entstehung der Nervenfasern selbständig unternommen hat und dabei nicht auf halbem Wege stecken geblieben ist. Freilich, wenn Raisonnements, wie das obige Gegenbaur'sche, allein ausreichten, solche Arbeiten als unzulänglich zu charakterisiren, so wäre es bedenklich, überhaupt mit technischen und optischen Hilfsmitteln weiter vordringen zu wollen, denn es könnte jede vorgefasste Meinung dieselben Argumentationen gegen die erarbeiteten Resultate richten, die Gegenbaur oben gegen His' neurogenetische Arbeiten richtet — und die mit demselben Rechte ja wohl auch gegen Gegenbaur's morphologische Resultate zu richten wären, welche schwerlich auf festere »exacte« Basen

gegründet sind, als His' Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskelfaser. Aber Fürbringer lässt es sich ganz besonders angelegen sein, in der Frage der embryonalen Verbindung zwischen Nerv und Muskelfaser gründlich zu Werke zu gehen, und eröffnet seine Kritik der His'schen Resultate mit folgenden Bekenntnissen einer schönen wissenschaftlichen Seele (l. c. pag. 735):

»Wie bei jeder wissenschaftlichen Frage handelt es sich auch in der vorliegenden um Beobachtung und Reflexion; bei letzterer spielen gerade hier physiologische Erwägungen eine sehr wesentliche Rolle.«

»Mit gewissen Fragestellungen tritt der Untersucher an die Aufgabe heran und sucht dieselben auf dem Wege der Beobachtung und, wo dies angezeigt ist, des Versuches zu beantworten. Diese empirische Thätigkeit bildet die Basis für die Antwort; je gewissenhafter, nüchterner und umsichtiger sie ausgeübt wurde, um so sicherer ist das Fundament. Leicht kann auch ein ganz anderes Gebäude emporwachsen, als der Untersucher bei seinen ersten Conceptionen sich träumen ließ; dann darf er nicht schwerfällig sein. Aber dieser erste Theil der Arbeit, an dem Auge und Hand den sichtbarsten und hauptsächlichsten Antheil haben, darf keinen Augenblick auf die höhere Thätigkeit jenes Organs verzichten, das hinter den Augen sitzt, seine Impulse empfängt, weiter verarbeitet und zugleich den manuellen Theil der Aufgabe beherrscht. Dieses, wenn hinreichend geschult, ist dem Irrthum weit weniger unterworfen als unsere Sinne und unsere Technik. Wahre Exactität in der Wissenschaft ist ohne unausgesetzte Großhirnthätigkeit nicht zu denken.«

Fürbringer erwartet nun more solito von der Untersuchung des *Amphioxus* und der Ontogenese seiner ventralen motorischen Nerven die sichersten Aufschlüsse: bei ihm seien diese Nerven zufolge der primordialen directen Nachbarschaft der Seitenrumpfmuskulatur ganz kurz und entbehrten auch der Markscheiden, ließen somit eine in doppelter Hinsicht einfache Entwicklung und Ausbildung ihres motorischen Endverbandes erwarten. Nun, bis diese Erwartung Fürbringer's in hinreichend exacter Weise befriedigt sein wird — wobei Auge und Hand vielleicht auf mehr Schwierigkeiten stoßen dürften, als sie an geeigneterem Materiale finden würden — will ich die Aufgabe vielmehr auf die »primordiale« Beziehung derjenigen Nerven und Muskelfasern lenken, welche von Anfang an im Embryo so weit als möglich aus einander liegen und immer weiter

aus einander rücken. Meiner Großhirnthätigkeit erscheint diese Situation als die geeignetere, um Hypothesen auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen, welche einen uranfänglichen Zusammenhang zwischen Anfang und Ende einer Nervenbahn, also zwischen Ganglienzelle und Muskelfaser postuliren und sich gegen die Anerkennung der von Auge und Hand erarbeiteten Resultate ablehnend verhalten.

Wie ich schon in der 19. Studie pag. 108 u. 120 betonte, bilden die Seitenhornfasern der Kopfnerven das eigentliche »hic Rhodus, hic salta!« für die Theoretiker der Continuität zwischen Nerv und Muskelfaser ab ovo der embryonalen Entwicklung. Die Embryonalzellen, aus welchen die Kiemenmuskulatur hervorgeht, liegen von Anfang an in den Seitenplatten, also auf der ventralen Körperhälfte, zwischen Darm und Körperwand. Die Seitenplatten gehen hervor aus den Mesodermwülsten, diese wiederum aus dem Entoderm, zu einer Zeit, da die Medullarwülste als solche kaum im Ectoderm gesondert zu erkennen sind. Wer sich für dieses Stadium ein Spinngewebe von geheimen Fasernetzen ausdenken will zwischen der Ectodermzelle *a* — aus deren Prolificationsresultaten schließlich auch die Ganglienzelle *b* des Lobus electricus hervorgeht, von welcher der Nerv *c* ausgeht, der später im erwachsenen *Torpedo* die Säule *d* des electrischen Organs innervirt, welche ihrerseits wiederum aus der Prolification jener bestimmten Mesodermzelle *e* resultirt, die in jenem frühen Stadium der Ectodermzelle *a* zunächst lag — und der Säule *d*, der möge dann auch gefälligst die Arbeit leisten, uns mitzutheilen, wie dies Fasernetz sich weiter gliedert und doch nicht in Verwirrung geräth, wenn die tausendfache Multiplication aller der Medullar-, Ganglienleisten-, Somit- und sonstigen Mesodermzellen vor sich gegangen ist, die eben schon in Stadien besteht, wenn der Embryo eines *Torpedo* ca. 14 mm lang ist, und meinen auf pag. 123 gegebenen Beobachtungen zufolge noch immer keine unmittelbare Verbindung zwischen Seitenhornnerv und Muskelzellen der Visceralbögen besteht. Wenn wirklich in jenem frühesten Stadium eine Continuität zwischen Mesodermzelle *e* und Ectodermzelle *a* angenommen werden müsste, um begreifen zu können, dass die spätere Brücke *a*, *b*, *c*, *d* richtig zu Stande komme und nicht etwa *α*, *β*, *c*, *d* oder *a*, *b*, *c*, *δ*, oder irgend welche andere Combination vermittelnder Zellen, so konnte doch nicht nur diese Continuität zwischen den Nachkommen von *a* und *e* übrig geblieben sein, sondern auch zahllose andere Continuitäten zwischen allen übrigen Abkömmlingen von *a* und *e*. Wenn also zunächst alle directen Abkömmlinge von *a*

unter sich in Zusammenhang angenommen werden müssten, also alle Ganglienzellen des Lobus electricus, und wenn dann ebenso alle Muskelzellen der Kiemenbögen als directe Nachkommen der Mesodermzelle *e* unter sich verbunden wären, so müsste auch jede Ganglienzelle des Lobus electricus mit jeder Muskelzelle der Kiemenbögen in irgend einer Verbindung stehen — und dann wäre für die Specificität der Verbindung zwischen dieser bestimmten Ganglienzelle und dieser bestimmten Säule des electrischen Organs entweder nichts gewonnen, oder man müsste annehmen, dass die nicht erwünschten Verbindungen, welche dieser specifischen Verbindung Concurrenz machen könnten, alle erst zu Grunde gingen, um diese eine übrig zu lassen. Aber welcher Spiritus rector bestimmt dann die Verbindungen, die zu Grunde gehen müssen, und diejenigen, welche übrig bleiben und zur definitiven Nervenbahn zwischen Ganglienzelle *b* und electrischer Säule *d* auswachsen?? Ist diese Auslese unter Hunderten und Tausenden von Verbindungsbahnen um ein Jota verständlicher oder vorstellbarer, als das etwaige Auswachsen einer Nervenfaser zu einer bestimmten Stelle der embryonalen Muskelanlage? Wenn sich GEGENBAUR nicht klar machen oder vorstellen kann, wie es komme, dass immer derselbe Nerv zu demselben Muskel »wachse«, ohne dass die auswachsende Nervenfaser nicht auch einmal anderswohin gerathe, so wird man ihm das schwerlich übel nehmen, höchstens wird man bezweifeln, ob eine absolute Sicherheit für die auswachsende Nervenfaser bestehe, immer zu demselben Muskel und nicht auch hin und wieder mal auf Irrwege zu gerathen. Wer sich aber einbildet, dass die Annahme latenter Faserzusammenhänge im geringsten verständlicher und vorstellbarer sei, als das allmähliche Auswachsen einer Nervenfaser zu ihrem Endorgan, und dass es weniger eines Spiritus rector bedürfe, unter Hunderttausend Faserzusammenhängen immer dieselbe Bahn wieder auszusondern, als von einem bestimmten Punkte zu einem anderen bestimmten Punkte zu »wachsen« — den beneide ich um seine Vorstellungskraft und bitte ihn, uns darüber bis ins Einzelne Aufschluss zu geben, wie die zahllosen Zusammenhänge zu Gunsten immer eines und desselben übrig bleibenden vernichtet werden, oder wie es zu Stande gebracht wird, dass ein Reiz von der Zelle *b* trotz des Fortbestehens all der übrigen Zusammenhänge doch seinen Weg genau durch *c* nach *d* nimmt und »nicht auch einmal anderswohin geräth«?

Die Annahme verbindender Protoplasmabrücken zwischen allen

Zellen des wachsenden Embryos würde also, wenn sie nachweisbare Basen hätte, die Vorstellbarkeit eines stets sich gleichbleibenden Zusammentreffens zwischen bestimmten Ganglienzellen und bestimmten Muskelfasern mittels einer reizleitenden Bahn schwerlich erleichtern — sie setzt uns aber einstweilen in Widerspruch mit dem beobachtbaren Thatbestande, auf den wir uns doch sonst in allen theoretischen Schwierigkeiten als auf den wenigstens relativ festen Boden zurückzuziehen pflegen. Denn wenn auch noch so viel »verbindende Protoplasmabrücken oder Plasmastränge im Epithelgewebe oder im Knorpelgewebe existiren« (Fürbringer **5** pag. 743), und wenn auch im ausgewachsenen Thier »alle Zellen, zwischen welchen physiologischer Connex (nutritorischer oder regulatorischer oder irgend welcher anderen Art) besteht, morphologisch in entsprechender [?] Weise verbunden sein sollten« (Fürbringer ebenda), so ist dadurch gar nichts festgestellt oder präjudicirt über die Frage, ob ein solcher »morphologischer Verband« von Anfang an im Embryo vorgebildet sei oder erst im Verlauf des ontogenetischen Geschehens zu Stande komme. Und darum allein handelt es sich in der Frage, ob der motorische Nerv zu irgend einer Zeit des Embryonallebens außer Zusammenhang mit seinem »Endorgan«, der Muskelfaser, sei. Wie man bezweifeln kann, dass die motorischen Nerven im Wirbelthierkörper erst allmählich und nachträglich die »morphologische« Beziehung und Verbindung mit den zugehörigen Muskelfasern erreichen, wird eher einer Erklärung bedürfen, als das Gegentheil. Ob irgend eine andersgeartete Beziehung, etwa nach Analogie drahtloser Telegraphie, zwischen bestimmten Medullarzellen und bestimmten Muskelzellen obwalte, möge zukünftigen Generationen zur Ermittelung vorbehalten bleiben: wir haben uns damit zu begnügen, dass ein sichtbarer Zusammenhang von Anfang an nicht nur nicht besteht, sondern dass wir sogar im Stande sind, bis zu einem gewissen Grade der Deutlichkeit den Process des Heranwachsens der Nerven an den ihm bestimmten Muskel zu beobachten.

Fürbringer hat schon im Jahre 1888 (**10** pag. 896—942) sehr ausführliche und durchaus unparteiische Auseinandersetzungen über das ganze Problem gegeben, aus denen mit voller Klarheit hervorgeht, dass ein theoretisches a priori Bedürfnis seinen Widerstand gegen die thatsächlichen Ergebnisse der ontogenetischen Forschungsarbeit dictirt. Er sagt (l. c. pag. 935):

»— Auch möchte ich den Schwerpunkt der morphologischen Bedeutung der motorischen Nerven nicht darin erblicken, dass er

die Contraction der Muskelfaser überhaupt auslöst, sondern dass er dies von einem bestimmten Centrum beginnend, und auf einem bestimmten Wege verlaufend thut, mit anderen Worten, dass er die Muskulatur mit dem nervösen Centrum (das ich mir ursprünglich als äußerst einfach gebildet denke) verbindet, und in genau regulirter Weise von diesem abhängig macht. Natürlich ist auch dies wieder abhängig von den durch die Außenwelt gegebenen Impulsen, welche von den sensiblen und sensorischen Epithelien aus auf einfacheren oder auf complicirteren (netzförmigen) Bahnen nach dem Centrum geführt werden. Nur so — und meine Anschauungen decken sich hierin mit denen der Gebrüder Hertwig, vermag ich mir einen wirklich einheitlichen Organismus zu denken. Statuire ich aber in demselben getrennt sich ausbildende muskulöse und nervöse Elemente, so scheint mir allerdings ein Wesen mit hundert, mit tausend Seelen in einer Brust vorzuliegen und vergebens frage ich nach der Kraft, die alle diese Elemente zusammenhält, die diesen Nerven excitomotorische oder hemmende Eigenschaften giebt und die sie schließlich mit dem Muskel in directe Verbindung bringt. Ist's ein zufälliges Finden und Treffen? Oder eine Wirkung in Distanz, welche dieselben zusammenführt? Oder eine Art Conjugationsprocess, ähnlich wie ihn die Keimzellen darbieten? Das ist Alles wohl nicht anzunehmen.«

Weil sich also Fürbringer keinen Organismus ohne ein wenn auch nur äußerst einfach gebildetes nervöses Centrum denken kann, so können die thatsächlichen Beobachtungen der weitaus größten Majorität der beobachtenden Embryologen nicht richtig sein, und es wird im Wirbelthierembryo ein System latenter Faserzusammenhänge vorausgesetzt, das alle Aussicht hat, mit des Kaisers neuen Kleidern im Andersen'schen Märchen dieselbe Stufe der Realität zu behalten.

Wenn aber Fürbringer die Authenticität der His'schen Beobachtungen anzweifelt (l. c. pag. 933) und His zumuthet, schräge Schnitte vor sich gehabt zu haben, wo er von freien Enden auswachsender Medullarzellen spreche, wesshalb es ihm eben entgangen sei, allerfeinste und allerzärteste Ausläufer der im centralen Nervensystem liegen bleibenden Zellen aufzufinden, die ihren Weg durch das bereits vorhandene embryonale Bindegewebe der häutigen Wirbelbogen hindurch zur Muskulatur nehmen, so wird wohl Jeder, der auf moderne Methoden basirte embryologische Untersuchungen zu machen gewohnt ist, diese Censur für etwas gewagt halten und von Fürbringer solidere Beweise für die Berechtigung seiner Zweifel

verlangen. Um so mehr aber empfiehlt sich für die auch nur hypothetische Construction der Hensen-Fürbringer'schen »präformirten Bahnen« die Bahn der motorischen Seitenhornnerven, wo die bequeme Nachbarschaft, die zwischen Vorderhornzellen und Myotomfasern der Urwirbel besteht, völlig ausgeschlossen ist, und wo die factischen Beobachtungen — ich verweise auf die 19. Studie pag. 105 ff. — das allmähliche Entstehen der Faserbahn genau so behaupten, wie es für die Vorderhornfasern fast ausnahmslos von der Ontogenie gelehrt wird. Die Theorie der »präformirten Bahn« hat dabei Gelegenheit, ihre Combinationskraft von der besten Seite zu zeigen, und wir hoffen, dass sie auf diesem Gebiete mit ihren Leistungen nicht zurückhalten wird.

Bin ich also mit His und den meisten anderen Embryologen durchaus einverstanden in der Zurückweisung der Hensen'schen, von Gegenbaur und Fürbringer adoptirten und dogmatisirten Conjectur über primordiale Zusammenhänge von Anfangs- und Endstation für die motorischen Nervenbahnen, so muss ich meinen Widerspruch gegen die Deutungen des Auswachsens »nackter« Achsencylinder als Verlängerung der im Vorderhorn liegen bleibenden Ganglienzellen gegen His, Kölliker und Andere, so weit meine Beobachtungen an Selachiern gehen, mit Entschiedenheit aufrecht halten. Ich leugne dabei keineswegs, dass auch bei Selachiern oft genug der Austritt einzelner »Fasern« aus dem Vorderhorn — besonders in der Gegend der Occipitalsomite und beim Beginn des Abducens — zu constatiren sei: es fragt sich nur, was unter dem Wort »Faser« verstanden wird? Wenn dabei an »nackte Achsencylinder« gedacht wird, so ergeben meine Beobachtungen keine Übereinstimmung mit solcher Auffassung: ich bleibe vielmehr bei dem von mir früher bereits gebrauchten Ausdruck eines »plasmatischen Ausflusses« stehen. Denn es handelt sich in der That um den Austritt eines Theils der ganzen Medullarzelle, die aus Plasma und Kern besteht, deren Kern anfänglich aber noch im Bereich des Medullarrohres zurückbleibt, während ein Theil des Plasmas austritt und sich pfriemförmig zuspitzt, ja wohl auch in geschlängeltem Laufe den Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Myotom zurücklegt. Erst innerhalb dieses »plasmatischen Ausflusses« differenzirt sich der oft erwähnte »hellglänzende Cylinder«, das Vorstadium des aus Fibrillen bestehenden Achsencylinders, und bleibt zunächst auf seiner ganzen Länge von einer plasmatischen Hülle umgeben — genau so, wie die bei den Schleimcanalnerven beobachteten Differenzirungen. Treten

zugleich oder rasch nach einander mehrere Medullarzellen aus dem Vorderhorn aus, so erscheint die ganze Masse wie ein Syncytium mit einem halben oder einem ganzen Dutzend von Kernen — aber bei diesen Anfängen der motorischen Nerven von »nackten Achsencylindern« zu sprechen, würde Niemand, der sie gesehen, in den Sinn kommen.

Wenn trotzdem die Mehrzahl der Embryologen von auswachsenden Achsencylindern spricht, welche lange Zeit nackt erscheinen und erst allmählich durch Anlagerung von Mesodermzellen in den Besitz von Scheiden etc. gelangen sollen, so erklärt sich die Differenz zunächst vielleicht aus dem verschiedenen Beobachtungsmaterial, das sogar schon zwischen Selachiern und Teleostiern bedeutende Unterschiede erkennen lässt, dann aber wohl auch durch den Unterschied des Differenzirungsgrades, welcher bei den verschiedenen Formen der Wirbelthiere in der Constitution des Medullarrohres obwaltet, wenn die motorischen Nerven außerhalb des Verbandes des Medullarrohres in die Erscheinung treten. Wahrscheinlich differenzirt sich diejenige Medullarzelle, welche die erste Faser aus dem Vorderhorn austreten lässt, bei Amnioten anders als bei Selachiern: bei ersteren werden vielleicht die bei Selachiern außerhalb des Medullarrohrs geschehenden Differenzirungen — also die Abscheidung des hellglänzenden Cylinders — bereits innerhalb des Medullarrohrs bewirkt: der Kern derjenigen Zelle, welche diese Differenzirung vornimmt, bleibt innerhalb des Medullarrohrs zunächst ruhig liegen, nur der differenzirte Plasmatheil tritt heraus und streckt sich auf eigene Hand bis an die Urwirbelwandung aus. Und wenn die gleiche Differenzirung eine Anzahl Medullarzellen trifft, so erscheint wohl ein Bündel solcher »differenzirter« Plasmafasern neben einander und bildet die Brücke, d. h. die motorischen Nerven zwischen Medullarzellen und Muskelzellen. Bei den Selachiern aber kann es nicht zweifelhaft sein, dass *vor* dieser Differenzirung des Plasmas ganze Zellen mit Plasma *und* Kern aus dem Medullarrohr austreten und erst nachträglich die Differenzirung zu jener Achsencylinderbildung durchmachen. Nach den Angaben der Autoren sollen auch bei Amnioten etc. nachträglich Kerne zwischen den anfänglich ausgetretenen »Achsencylindern« auftreten — und da man nur die Wahl zwischen mehr oder weniger freien Mesodermzellen der Nachbarschaft und den im Verband des Medullarrohres eingeschlossenen Zellen hatte, letztere aber durch »Gerüst«-Bildung im Inneren des Medullarrohres für mehr oder weniger festgelegt ansah

und ihnen keinen Antheil an der allgemeinen Zellbeweglichkeit zuerkannte, so glaubt und versichert man, dass die Zellen, welche nachträglich zwischen die Achsencylinder geriethen, Mesodermzellen seien. Da aber diese Zellen keine Ursprungsatteste beizubringen in der Lage sind, so wird eine pflichtgemäße Berichterstattung von ihnen nach wie vor nur aussagen können, dass ihre Herkunft zweifelhaft bleibe, und die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, dass diese Kerne zu den Zellen gehörten, deren Fasern anfänglich aus dem Medullarrohr ausgetreten seien, und dass ihre Kerne nun erst nachträglich aus dem Medullarrohr ausgewandert seien. Oder aber, diese Kerne könnten Medullarzellen angehören, welche aus dem Vorderhorn auswanderten, ehe sie die Differenzirung zu Achsencylindern durchmachten, dann aber, inmitten der bereits vorhandenen Achsencylinder liegend, ihre Differenzirung nachholen, indem sie, einen Ausläufer nach der Urwirbelwandung, den anderen aber gegen das Vorderhorn richtend, mit letzterem den Anschluss an die Faserbahnen des Medullarrohres suchen.

Wie unsicher die thatsächlichen Befunde sind, auf welche man sich in der Frage der Entstehung der motorischen Nerven stützt, lässt sich aus einer kürzlich erschienenen Arbeit entnehmen, in der diese Verhältnisse an den Embryonen von Salmoniden eingehendster Prüfung unterworfen werden. In seiner im Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 57, erschienenen Arbeit »Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei *Salmo salar*« berichtet Harrison auf pag. 407 auch von den motorischen Wurzeln der Spinalnerven.

Zunächst wird beschrieben, wie der Anfang einer motorischen Wurzel durch das Auswachsen einer einzelnen Zelle geschehe und schrittweise beobachtet werden könne. Von einer prästabilirten Bahn oder einem latenten Fasernetz, nach Hensen-Fürbringerschen Postulaten, scheint sich also auch bei dieser, mit den modernsten Hilfsmitteln der Technik unternommenen Untersuchung nichts gezeigt zu haben. »Andere Fasern entstehen sehr bald nach der ersten.« »Bald nach dem ersten Erscheinen der ventralen Wurzelfasern gelangen die ersten von den Sklerotomen kommenden Mesenchymzellen in die Gegend der Austrittsstelle des Nerven und lagern sich an die jungen Nervenfasern.« Aus diesen Zellen lässt auch Harrison die Scheiden der Nerven entstehen, aber einen überzeugenden Beweis bringt er um so weniger, als er einräumen muss, es sei wahr, dass das Auftreten der embryonalen Bindegewebszellen die Klarheit der Beziehungen in den Schnittbildern störe.

Immerhin seien die ersten motorischen Fasern schon vorhanden, ehe überhaupt lose Zellen in der Gegend der Austrittsstelle zu finden sind. Dies soll gar nicht bezweifelt werden, und trotzdem brauchen jene Sklerotomelemente nicht die Schwann'schen Kerne herzugeben. Auch der Umstand, dass der Medullarstrang von einer deutlichen Membran umgeben sei, worauf Harrison Gewicht legt, beweist nichts gegen das successive Austreten von Medullarzellen in die motorischen Nervenwurzeln: denn was es mit der Solidität dieser Membran auf sich habe, ergiebt wohl am besten der Faseraustausch zwischen Medullarrohr und Vagusplatte, den ich in der 19. Studie beschrieben habe; und Harrison selbst lässt den auswachsenden Fortsatz seiner Medullarzellen sogar mit bohrenden oder auflösenden Kräften ausgestattet sein. Dann aber heißt es weiter (l. c. pag. 410): »erst viel später in der Entwicklung, d. h. wenn die motorischen Wurzeln stark entwickelt sind, treten gewisse Zellen hier aus dem Rückenmark heraus. — Die Zellen, obschon klein, haben einen runden Kern und sind im Allgemeinen den undifferenzirten Neuroblasten ähnlich. — Nachdem die Zelle außerhalb des Medullarstrangs gelangt ist, bleibt sie von den motorischen Fasern umgeben und wandert ventralwärts den Nervenstamm entlang. Wegen des Andrangs von Mesenchymgewebe wird von diesem Punkt an die Verfolgung dieser Zellen unsicher und ihr weiteres Schicksal lässt sich vorläufig nur vermuthen«. Harrison, getreu seiner Überzeugung von der Richtigkeit der Ausläufertheorie, vermuthet, dass aus diesen auswandernden Vorderhornzellen sympathische Ganglienzellen werden. Wie weit diese Vermuthung zu Recht bestehe, mögen weitere Untersuchungen an Teleostiern feststellen; jedenfalls aber hat Harrison nun auch an einer anderen Wirbelthiergruppe das Factum festgestellt, dass Medullarzellen aus dem Vorderhorn auswandern: bisher ward es nur für Selachier (Balfour, Marshall, van Wijhe, Beard, Dohrn etc.) für Ganoiden von Kupffer, und für *Ammocoetes* von mir beobachtet. Harrison wendet sich ausdrücklich gegen His, mit dem er ja sonst übereinstimmt, weil His die Auswanderung der Medullarzellen nach eigenen Untersuchungen an Selachiern geleugnet hatte. Harrison sagt freilich ausdrücklich: die Auswanderung findet zu einer verhältnismäßig späten Periode statt, nachdem die motorischen Nerven gebildet sind, was beweist, dass der Austritt von Zellen nicht als Stütze der Zellkettentheorie gebraucht werden kann«. Ob der Beweis durch diese Beobachtungen Harrison's nun erbracht sei, scheint

mir noch zweifelhaft; denn wenn auch der Anfang des motorischen Nerven gebildet ist, so ist es nichts weniger als ausgeschlossen, ob nicht auch diese auswandernden Medullarzellen Material zu seiner weiteren Ausbildung hergeben, zumal da die Vermuthung, dass diese Zellen zu Ganglienzellen des Sympathicus würden, nach HARRISON's eigenem, gewissenhaftem Bekenntnis durchaus unsicher ist.

Es erweist sich auch hier wiederum, dass die Entscheidung der Frage, ob die Nerven aus Zellketten oder als Ausläufer einzelner, im Medullarrohre befindlicher Ganglienzellen entstehen, an den motorischen Nerven nicht endgültig zu gewinnen ist. So klar auch die Verhältnisse bei Selachiern für den frühen Austritt von Medullarzellen zu sprechen schienen, so hat es doch nicht gelingen wollen, an ihnen einen, jede andere Möglichkeit ausschließenden, Beweis für die Natur der SCHWANN'schen Kerne als ectodermalen (medullaren) Ursprungs zu führen. Freilich haben auch die Beobachtungen HARRISON's durchaus keine entscheidende Beweiskraft zu Gunsten der Ausläufertheorie und der mesodermalen Abstammung der SCHWANN'schen Kerne. Nur um so wichtiger ist es desshalb, dass wir an den Schleimcanalnerven der Selachier ein Object besitzen, welches eben so sichere technische wie logische Operationen erlaubt und meines Erachtens restlos das Problem zu Gunsten ectodermaler Herkunft der Kerne und zugleich der Zellkettennatur der Nervenfaser zu lösen verspricht. Wer also mit dem Verfasser dieser Studien die Überzeugung theilt, dass die Entscheidung der Frage nach der Natur der SCHWANN'schen Kerne für die gesammte Erkenntnis des Baues des Nervensystems von fundamentaler Bedeutung sei, der wird sich nicht damit begnügen, immer von Neuem auf die nichts weniger als bündigen Untersuchungen am Amphibienschwanze zu pochen, wie es KÖLLIKER gethan hat, sondern er wird das Schleimcanalnervensystem der Selachier untersuchen und sich dann die Frage vorlegen, ob anzunehmen sei, dass die SCHWANN'schen Kerne zwar bei diesen Nerven ectodermalen Ursprungs, bei motorischen oder sympathischen Nerven jedoch mesodermal, oder ob bei Selachiern die Nerven aus Zellketten, und damit die SCHWANN'schen Kerne ectodermal, bei Teleostiern und Amnioten aber die Nervenfasern Ganglienzellausläufer und damit die SCHWANN'schen Kerne mesodermalen Ursprungs seien.

Wie die Fragen nach der möglichen Länge einer einzelnen Nerven- — also SCHWANN'schen — Zelle sich stellen, welche Complication die sogenannten Hinter- oder Riesenzellen dabei herbei-

führen können, wie die Bildung der Faserbahnen im Inneren des Medullarrohres, wie die Verästelung der Nervenfasern begriffen werden kann, auf welche Uranfänge das Auftreten des Nervenmarkes und alle sonstigen Einzelheiten des typischen Baues der Nervenfaser zurückzuführen sind, das möge getrost weiteren Beobachtungen überlassen bleiben. Auch dafür bieten die Selachier sicherlich günstiges Untersuchungsmaterial.

Anhang. Im Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anatom. Abtheilung, Jahrg. 1900 pag. 85ff. ist ein Aufsatz von Alex. Gurwitsch erschienen unter dem Titel: »Die Histogenese der Schwann'schen Scheide«.

Der Verfasser spricht gleich in den einleitenden Worten aus, dass nach der jeweiligen Auffassung der Histogenese der peripheren Nervenfaser auch die Auffassung der Natur der Schwann'schen Scheide sich richte; werde die Nervenfaser als Ausläufer einer Ganglienzelle angesehen, so müssten die Schwann'sche Scheide und ihre Kerne als eine ihr fremde, angelagerte Bildung aufgefasst werden; werde die Nervenfaser aber für ein Product an einander gereihter Zellen gehalten, so dürften Schwann'sche Kerne und Schwann'sche Scheide wohl auch als Product dieser Zellketten gelten. Da nun der Verfasser der Ausläufertheorie huldigt, so ergiebt sich die Deutung seiner Befunde von selbst und brauchte uns hier nicht weiter zu beschäftigen, erschiene er nicht an mehr als einer Stelle bestrebt, die von ihm gefundenen Thatsachen auch unabhängig von der oben erwähnten Annahme der Ausläufertheorie so zu interpretiren, als bewiesen sie durch sich selbst die These vom mesodermalen Ursprung der Schwann'schen Scheide.

Die Untersuchung ward am Ischiadicus des Schafembryos gemacht, nach Apáthy'schen Methoden mit nachträglicher Vergoldung. Die Untersuchung begann an einem Embryo von 10 cm Länge (also schon ziemlich weit entwickelt), an dem indess der Nerv noch völlig marklos war und aus einzelnen, secundären Bündeln bestand, die von lockeren, lamellös angeordneten mesodermalen Zellen, dem späteren Perineurium, umgeben sind. Jedes Faserbündel ist von einem sehr feinen, mit großen Kernen versehenen Häutchen umschlossen; auf dem Querschnitte erscheinen die Faserbündel fein granulirt und enthalten nur spärliche Kerne; in einzelnen Faser-

bündeln treten aus der homogen granulirten Masse des Bündels verschiedene heller gefärbte runde Stellen hervor — einzelne, zunächst noch nackte Achsencylinder. Der Verfasser bildet auf Taf. 5 Fig. 1 diesen Zustand ab und beweist dadurch, dass es sich um ein Entwicklungsstadium der Nerven handelt, welches in durchaus ähnlicher Configuration in mittleren Stadien der Entwicklung der Schleimcanalnerven bei Selachiern zu finden ist. Dieses Stadium ergiebt nun bei dem Schafembryo nach Vergoldung, dass die den Faserbündeln eng anliegende Scheide Ausläufer in das Innere des Bündels hineinschickt, so dass die Fasermasse durch dünne, lamellöse Wände in größere und kleinere Abtheilungen geschieden wird. »Die Kerne, welche innerhalb des Faserbündels zu beobachten sind, scheinen fast ausnahmslos mit den Lamellen in Zusammenhang zu stehen, ja man kann sogar behaupten, dass dieselben erst mit der Einsprossung des Lamellennetzes ins Innere des Faserbündels als Bestandtheil des ersteren in die letzteren eindringen.« Die Beweise für die letztere Behauptung sieht Verf. in dem Umstande, dass 1) Entwicklungsstadien existiren, in denen die Faserbündel ganz kernlos seien, desshalb auch keine Lamellensepta enthielten, 2) dass je dichter das Lamellennetz innerhalb eines Faserbündels, desto kernreicher das letztere sei, und umgekehrt, 3) dass sich der Zusammenhang der meisten Kerne mit den dünnen Lamellen direct beobachten lasse. »Für die anscheinend frei in der Fibrillenmasse liegenden Zellen, von denen nur die Kerne isolirt sichtbar sind, bleibt die Annahme übrig, dass die Verbindung derselben mit den Lamellen in einen anderen Schnitt fiel.«

Wir stehen hier wiederum, wie in vielen ähnlichen Fällen, so weit ich die Litteratur übersehen kann, einem durchaus lückenhaften Schlussfolgerungsprocess gegenüber, aus dem aber dennoch der bestimmte Satz abgeleitet wird: »Die Schwann'sche Scheide ist eine exogene, der markhaltigen Nervenfaser genetisch ganz fremde, mesodermale Bildung. Ihre Entwicklung geht ganz unabhängig von derjenigen der von ihr umschlossenen Nervenfaser vor sich« (l. c. pag. 91).

Wie ich schon oben andeutete, kann man eine ähnliche Configuration der Schleimcanalnerven bei den Selachiern beobachten, aber in einer wesentlich anderen Beziehung zu ihrer Umgebung. Und an diesen erkennt man dann rasch genug, dass zwar die im Inneren der Faserbündel sich vorfindenden Kerne gewisse Beziehungen zu den Lamellenseptis haben, dass sie aber desshalb durchaus nicht mesodermatischen Ursprungs sind, sondern sich bereits bei dem das

Ectoderm durchwachsenden Nerven an- und eingelagert vorfinden und nichts Anderes sind, als Abkömmlinge eben dieses Ectoderms, und dass sie nicht nur die spätere Schwann'sche Scheide, sondern, wie es auch in der vorliegenden Studie wieder dargestellt ward, den ganzen Nerven bilden, Achsencylinder mit Fibrillen, Markscheide und Schwann'scher Scheide. Und wenn Gurwitsch schreibt (l. c. pag. 90): »— die jungen und meistens noch sehr schmalen Achsencylinder füllen meistens die zu weite Schwann'sche Scheide noch nicht aus; dass aber die Röhren wirklich Schwann'sche und nicht andere, mehr periphere Scheiden sind, erhellt 1) daraus, dass bei den älteren und breiteren Achsencylindern die Apposition der Markscheide an die Schwann'sche immer inniger wird, 2) die gerade im Schnitt getroffenen Schwann'schen Zellen, auf dem Querschnitte sichelförmig gestaltet, liegen dicht den Schwann'schen Scheiden an, nicht aber den dünnen Achsencylindern, mit denen sie genetisch ja auch gar nicht zusammenhängen« — so braucht man nur Querschnitte der im Innern des Ectoderms verlaufenden Schleimcanalnerven oder Querschnitte der einfaserigen Kettenstränge (vgl. Taf. 15 Fig. 9—12) anzusehen, um zu verstehen, dass die Schwann'schen Zellen eben die Producenten der gesammten Attribute der fertigen Nervenfaser sind, mit einziger Ausnahme des Perineuriums, das natürlich mesodermatischen Ursprungs ist. Der Abstand zwischen Schwann'scher Scheide und Achsencylinder auf den Gurwitsch'schen Präparaten ist wohl nur die Folge der Conservirungsbehandlung und dem natürlichen Zustande fremd, desshalb also auch für die Nicht-Zusammengehörigkeit beider ohne Bedeutung.

21. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Competenzconflict zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie.

Wer das ziemlich einförmige Detail der voraufgehenden 18. und 19. Studie durchgelesen hat und mit dem gegenwärtigen Stande des »Kopfproblems« vertraut ist, wird ohne Schwierigkeit Folgerungen gezogen haben, die in mehr als einer Richtung neue Einsichten schaffen und alten Anschauungen den Boden entziehen.

Im Vordergrunde dieser alten Anschauungen, die hinfällig werden, steht, wie schon auf pag. 1 ff. erörtert ward, die ziemlich allgemein geltende, von van Wijhe am schärfsten betonte Lehre von dem Größenwachsthum der Somite der Selachierembryonen in caudal-

rostraler Richtung. Zwar musste VAN WIJHE selbst für das prämandibulare Somit eine Ausnahmsstellung postuliren; aber da dies Somit auch in anderer Hinsicht allerhand Zweifel bot, so ward auch seinen Größenverhältnissen nicht allzuviel Bedeutung beigelegt: um so sicherer schien die Anwendbarkeit der Lehre auf die Somite bis zum mandibularen inclusive. Es blieben zwar noch immer Zweifel übrig auch für die vor den eigentlichen Occipitalsomiten gelegenen Abschnitte des Kopfmesoderms, und RABL z. B. leugnete, wie gleichfalls schon betont wurde, jedweden Zusammenhang dieser Structuren mit Somitbildung; dennoch blieb als ein stillschweigend anerkanntes Resultat der ontogenetischen Forschung die Auffassung bestehen, dass die Somite des Kopfes, vom Hinterkopf anfangend, an Größe zunehmen und das größte aller Somite eben das mandibulare sei. Die thatsächlichen Verhältnisse schienen so unzweideutig für diese Auffassung einzutreten, dass man sich auch gar nicht die Mühe gab, nach irgend einem ausreichenden Grunde für dieselbe zu fragen oder zu suchen: es war so — und damit Punctum!

Die obigen Darlegungen haben nun, wie ich hoffe, ergeben, dass es sich um ein Trugbild gehandelt hat. Die Somite des Hinterkopfes scheinen nur darum größer als die des Rumpfes, weil sie secundäre Bildungen sind, und weil in den Somiten des Vorderkopfes viel Verschmelzungen resp. von Hause aus unvollkommene Theilungen stecken, so dass kein einziges als ursprünglich, vielmehr als eine Pluralität primitiver Segmente oder Somite anzusehen ist. Das wird in der nächsten Publication, die den Vorderkopf behandeln soll, noch viel eingehender erwiesen werden.

Ich habe diese Einsicht schon vor zehn Jahren ausgesprochen, in der 15. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, in welcher ich zum ersten Male an der Hand von Untersuchungen der *Torpedo marmorata*-Entwicklung die multiple Urwirbelbildung des Vorderkopfes zu erweisen suchte. Es war begreiflich, dass ich in jener Arbeit den meisten Nachdruck auf die zahlreichen Spuren der Urwirbelbildung des Vorderkopfes legte, dessen Composition aus Urwirbeln von mehreren der einflussreichsten Forscher überhaupt, und aus so zahlreichen Urwirbeln fast ohne Ausnahme von allen geleugnet ward. Wer aber jene Studie wieder zur Hand nimmt — und trotz des seitdem verstrichenen Jahrzehnts und einer großen Zahl neuerer, auf dieselben Probleme gerichteter Arbeiten würde diese Lectüre, wie ich glauben möchte, keine ganz fruchtlose sein — wird auf pag. 339 die oben auf pag. 3 citirte Anmerkung finden,

in der es heißt: »aus nicht hinreichend abgeschlossenen Beobachtungen werde ich zur Annahme geleitet, dass auch hinter der Ohrblase Somitverschmelzung stattfindet, und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren. Nur durch das Studium eines sehr ausgedehnten Vergleichungsmaterials wird sich auch hierüber annähernde Gewissheit erreichen lassen«.

Dieses Vergleichungsmaterial habe ich nun vorstehend dargelegt und hege die Hoffnung, dass es ausreichend und für weiter gehende Schlüsse geeignet befunden werden möchte. Nicht nur erscheinen die thatsächlichen Befunde sehr viel mannigfaltiger und verwickelter, als bisher angenommen ward, sondern es treten auch die Gründe klar hervor, welche zu solcher Verwicklung geführt und jene oben erwähnte unrichtige Verallgemeinerung veranlasst haben.

Thatsächlich hat sich herausgestellt, dass bei vielen, ja den meisten jüngeren Selachierembryonen in der Occipitalregion und auch am Vorderkopf Urwirbel auftreten, die nicht nur nicht größer, sondern oft kleiner sind, als die Rumpfsomite. Der Grad der Deutlichkeit solcher kleineren Urwirbel ist freilich sehr verschieden, nicht nur bei den verschiedenen Arten der Selachier, sondern schon bei ein und derselben Art, ja sogar bei ein und demselben Individuum auf der rechten und der linken Körperhälfte. Die Unterschiede in dem Grad der Deutlichkeit können so weit gehen, dass auf der einen Seite ein kleiner Urwirbel auftritt, dem Niemand, auch sogar C. Rabl nicht, seine Urwirbelnatur abstreiten würde, während auf der anderen ein sehr viel unvollkommenerer Rest oder nicht einmal eine Spur eines so differenzirten Gebildes, von seinen Nachbarn abgetrennt, unterschieden werden kann. Rabl freilich will nur solche Gebilde als Urwirbel anerkennen, welche die sämmtlichen Attribute eines Rumpfurwirbels aufweisen, also Myotom, Sklerotom, Cutislamelle etc. etc., er leugnet desshalb die Urwirbelnatur der Mesodermabschnitte des Vorderkopfes und damit die Gliederung resp. ursprüngliche Segmentation desselben. Aber selbst Rabl wird doch zugeben müssen, die von ihm als vollgültige Urwirbel angesehenen Rumpfurwirbel seien zuerst auch nur als gleichartige Mesodermzellen vorhanden, die sich in einer gewissen Weise um einen Hohlraum (die Urwirbelhöhle) gruppiren und durch Gestalt und Anordnung von Kern und Plasma eben das charakteristische Bild des Urwirbels hervorrufen, welches wir auch ohne den, fast möchte ich sagen, experimentellen Beweis erkennen, dass aus diesem, vor uns unter dem Mikroskop liegenden Gebilde wirkliche

Muskelfasern, Cutisproducte, Skelettheile etc. hervorgehen; denn das erschließen wir eben nur aus der Analogie und aus dem Umstande, dass an späteren Stadien von Embryonen derselben Art an entsprechender Localität wirklich diese Dinge sich finden. Zweitens aber werden wir uns sehr leicht vorstellen können, dass die weitere Ausbildung der ursprünglich nur aus Mesodermzellen gebildeten Urwirbel sehr wohl eine partielle oder totale Hemmung erfahren und zu anderen, uns zunächst unerkennbaren Functionen abgeleitet werden kann, dass somit weder Muskelfasern noch all die anderen, aus Rumpfurwirbeln hervorgehenden Producte mit absoluter Nothwendigkeit aus jedem, ursprünglich aus Mesodermzellen mit der charakteristischen Zusammenfügung und cellulären Composition eines Urwirbels angelegten Gebilde hervorgehen müsse. Drittens aber bedenkt Rabl nicht, dass auch dem gegenwärtigen typischen Rumpfurwirbel mit all seinen normalen Derivaten eine Geschichte vorausgegangen sei, welche sehr wohl andere Producte aus seinen Zellen hervorgehen lassen konnte, in anderer Mischung und anderer Function, als was der heutige Selachier-Rumpfurwirbel uns erkennen lässt, und dass vielleicht die Scheidung von Kopf- und Rumpfurwirbel schon aus jener Periode datirt, da Beider Vorfahren noch andere Charakteristica aufwiesen, als die heutigen; vielleicht tragen von dieser ursprünglicheren Urwirbelstructur die Kopfurwirbel noch Mancherlei an sich, was die Rumpfurwirbel aufgegeben oder verändert haben. Ob wirklich in aller Vergangenheit nur die mediale Lamelle der Urwirbel Muskelfasern producirt hat, und nicht auch die laterale, jetzt Cutiselemente schaffende? Ob, um eine andere sehr wesentliche Frage zu berühren, nur am Kopf die Seitenplatten Muskulatur producirten, am Rumpfe aber nicht? Solche Fragen müssen doch aufgeworfen werden, wenn wir die Möglichkeiten phylogenetischer Forschung weit genug greifen und nicht in zu engem Rahmen thatsächlicher Befunde stecken bleiben wollen.

Und desshalb kann uns eine Art »prospectivischer Potenz« nicht als allein genügende Definition des phylogenetisch-historischen Products oder Gebildes dienen, um ihm den Namen und morphologischen Werth eines Urwirbels zu geben oder zu versagen; wir müssen vielmehr in einer gewissen Gleichmäßigkeit der cellulären Beschaffenheit und Gruppirung der Mesodermzellen an gewissen Localitäten ausreichende Motive erkennen, um in dem so gearteten Abschnitte einen Urwirbel zu sehen, der entweder seine unabhängige Urwirbelbildung bei weiterer Entwicklung noch erreichen wird oder aber sie nicht

mehr erreicht und sein Zellmaterial zu anderen Zwecken hergeben muss. Und so geschieht es factisch mit einer ganzen Reihe von Kopfurwirbeln, aus deren Zellmaterial bindegewebige Producte, Fascien, Knorpel etc., aber keine Muskelfasern mehr hervorgehen. Und eben so wenig ist es an sich ausreichend, einem Gebilde, das durch Lage und cellulare Configuration einem Urwirbel gleicht, darum diesen morphologischen Werth abzusprechen, weil aus einem Bezirk seiner Zellen Muskelfasern hervorgehen, welcher bei anderen Urwirbeln Cutisproducte liefert — was bekanntlich bei den vorderen Kopfhöhlen der Fall ist oder zu sein scheint. Dies aber soll hier nur berührt und in weiterer Ausführlichkeit erst bei der Besprechung des Vorderkopfes erörtert werden.

Solche kleine Urwirbel, deren Zellen weder Muskelfasern, noch nachweisbar bestimmte Abschnitte eines knorpeligen Wirbels hergeben, finden sich nun, wie die Darstellung der thatsächlichen Beobachtungen oben erwies, in der Occipitalregion eben so zahlreich, wie an dem Vorderkopf. Sie geben allein schon hinreichenden Grund, die VAN WIJHE'sche Regel zu beanstanden. Ich verweise z. B. auf die Darstellung, welche auf pag. 43 ff. von den auf einander folgenden kleineren Urwirbeln der Occipitalregion bei *Torpedo marmorata* und pag. 29 ff. von *T. ocellata*, auf pag. 61 ff. von *Scyllium catulus* gegeben ward. All diese Urwirbel sind entweder eben so groß oder kleiner als die typischen Rumpfurwirbel — und doch liegen zwischen ihnen und den letzteren größere Occipitalsomite, wie verschiedene Figuren auf Taf. 5—7 lehren. Es kann also nicht in der Natur der Dinge an sich liegen, wenn Occipitalsomite größer sind, als Rumpfsomite, oder gar, wenn die von den Autoren normalen Somiten gleichgerechneten Kopfhöhlen des Vorderkopfes noch größere Ausdehnung besitzen, als die großen Occipitalsomite — es muss mit anderen Momenten zusammenhängen, die wir aufzusuchen haben.

Die Gleichmäßigkeit in Größe und Differenzirung der Rumpfurwirbel hängt offenbar nicht zum wenigsten gerade mit der »prospectivischen Potenz« zusammen, welche RAHL — freilich ohne diesen Ausdruck dafür zu gebrauchen — als das entscheidende Kriterium des Urwirbels überhaupt im Gegensatz zu den Mesodermsegmenten des Vorderkopfes ansah. Wenn aus all den Rumpfsomiten mit fast unterschiedsloser Regelmäßigkeit dieselben Theile des fertigen Körpers hervorgehen, so begreift man auch, dass sie alle einander gleich oder wenigstens so ähnlich sehen, dass Niemand an ihrer Homodynamie zweifelt, wenn auch in ihren späteren Schicksalen Ver-

schiedenheiten der Ausbildung eintreten, wie die Bildung von Muskelknospen für die Extremitäten, welche an einigen Rumpfsomiten wieder zu Grunde gehen, während sie an der großen Mehrzahl zu mächtiger Muskulatur auswachsen. Fragen wir aber nach der prospectivischen Potenz der Occipitalsomite oder gar der in der Ohrgegend gelegenen Mesodermbildungen, so erhalten wir recht verschiedenartigen Bericht. Sowohl die Myotome der Occipitalsomite, wie auch die aus ihren anderen Theilen hervorgehenden Producte sind wesentlich von denen der Rumpfsomite verschieden und erfahren schon während der weiteren Embryonalentwicklung so eingreifende Veränderungen, dass es Wunder nehmen müsste, wenn in ihren Anfangsstadien nicht schon äußerlich Veränderungen wahrnehmbar wären, die sich in der verschiedenen Größe der ganzen Somite und der unregelmäßigen Anlage ihrer constituirenden Theile geltend machten. Wir dürfen also von vorn herein bei der Betrachtung des Kopfmesoderms auf Einflüsse der späteren Zustände rechnen, welche bis in die ersten Anfänge und Anlagen zurückwirken, und daraus die Verschiedenheiten derselben von der Anlage und ersten Entwicklung der Rumpfsomite zu begreifen suchen.

Die wesentlichen Unterschiede der Function zwischen Kopf- und Rumpfsomiten liegen aber zweifellos in der Beweglichkeit der letzteren und der relativen Starrheit der ersteren. Die hohe Ausbildung der Myotome der Rumpfsomite contrastirt bei den erwachsenen Selachiern in jeder Richtung mit der zu einem Minimum herabgedrückten Muskulatur einiger Occipitalsomite und den homodynamen Augenmuskeln, den einzigen Resten der gesammten Myotome des Kopfes. Und so sehen wir auch im Verlauf der individuellen Entwicklung der Selachier die allmähliche Rückbildung der Myotome des Hinterkopfes, auf die nachdrücklich hingewiesen und sie sorgfältiger als bisher festgestellt zu haben, ein Verdienst von Braus ist. Während im Anfang der Entwicklung die Somite x—t in freilich fast graduell abnehmender Stärke noch Muskulatur entwickeln, geht dieselbe bei den meisten Arten noch während der Embryonalentwicklung entweder völlig zu Grunde oder persistirt nur in relativ unbedeutenden Muskeln (wie der M. subspinalis und die M. interbasales, deren genaue Erforschung wir Fürbringer verdanken), zu deren Herstellung durch die hinteren Occipitalsomite es keiner so ausgeprägten Entwicklungsarbeit bedurfte, wie z. B. zu der der auf sie folgenden Rumpfsegmente mit ihren mächtigen Seitenmuskeln und der Muskulatur der vorderen Extremität.

Der Unterschied dieser Entwicklungsarbeit zwischen Rumpf- und Kopfmyotomen giebt sich nun nicht nur während der Embryonalentwicklung kund, sondern er zeigt sich schon in der ersten Anlage des Kopfmesoderms. Gelangten alle Kopfmyotome noch zu einer wenn auch nur während des Embryonallebens bestehenden Muskulatur, so würden sie höchst wahrscheinlich noch alle in der Gestalt und Ausbildung der Occipitalsomite *u*—*x* angelegt werden; aber die Somite vor *t* bilden gar keine Muskeln mehr — die Augenmuskeln ausgenommen —, verlieren desshalb schon sehr frühzeitig ihre individuelle Unabhängigkeit und gehen in der Herstellung des Bindegewebes des mittleren Theils des Kopfes auf. Die so veränderte prospectivische Potenz greift also schon in die ersten embryonalen Stadien dieser Partie des Kopfmesoderms ein und hemmt die allerersten Schritte zur Bildung getrennter Somite. Wir sahen auf pag. 46, dass selbst die regelmäßig gebildeten und geformten Rumpfsomite, welche schließlich in Reih und Glied wie Soldaten aufmarschiren, doch nicht auf einmal, wie Krystalle, durch eine Querfurche aus dem Mesoderm isolirt werden, sondern dass anfänglich eine Anzahl von unregelmäßigen, wenig tief eindringenden Spalten zwischen den Mesodermzellen auftreten, die sich erst nach und nach mit einander verbinden und langsam anfänglich unregelmäßig geformte, erst allmählich zu halbwegs regelrechten Würfeln sich gestaltende Abschnitte isoliren. Wo die prospectivische Potenz auf die Bildung eines regelmäßigen Abschnittes der Rumpfmuskulatur und zugehöriger Skeletbildung ausgeht, wird zunächst der Würfel des Urwirbels gestaltet, seine mediale Lamelle schreitet zur Myotom-, seine laterale zur Cutisbildung fort, Sklero- und Nephrotome entwickeln sich in graduellem Fortschritte, und so vollzieht sich der typische Entwicklungsgang des Rumpfmetamers. Wo aber die prospectivische Potenz eine wesentlich andere und vergleichsweise viel eingeschränktere geworden ist, wie in der Gegend der Ohrblase, wo keinerlei Muskulatur, wohl aber eine Masse von Knorpel gebildet wird, der keine segmental-regelmäßige Gliederung, sondern eine möglichst feste, die von ihm umschlossenen nervösen Gebilde vor Zerrung oder Druck schützende Hülle bilden soll, da bedarf es keiner getrennter Urwirbel mehr, und die Hemmung der ursprünglich bestanden habenden Processe kann schon bis in die allerersten Anfänge der Furchenbildung zurückgreifen. Und wenn wir uns erinnern, dass bei der Urwirbelbildung die kleinen anfänglichen Furchen eben nicht die Continuität der beiden Mesodermblätter völlig aufheben, vielmehr nur Falten

theils in die mediale theils in die laterale oder auch in die dorsalen, beide verbindenden Bezirke einschieben, so werden wir leicht begreifen, wie es im Kopfmesoderm zu jenen langen, blasenförmigen Abschnitten kommen konnte, die wir als die dorsalen, den Myotomen der Occipital- und Rumpfsomite homologisirten Theile der vorderen Kopfhöhlen kennen, aus denen der M. rectus externus, der Obliquus superior und einige der anderen, aus der prämandibularen Kopfhöhle sich entwickelnden Muskeln entstehen, wie in einer späteren Arbeit eingehend beschrieben werden soll. Wir werden dann auch erfahren, wie viele Variationen bei diesem theils Rückbildungs- theils Fortbildungsprocess je nach den Arten, ja, sogar nach den Individuen und selbst in den beiden Antimeren der einzelnen Individuen sich einstellen, Variationen, welche auf der einen Seite viel Vorsicht und Kritik beanspruchen, um vor Missverständnis der einzelnen Stadien zu sichern, auf der anderen aber auch dazu befähigen, bei der Aufklärung des scheinbar unentwirrbaren Details der phylogenetischen Processe weiter vorzudringen, wenn die vergleichende Ontogenese mit reichem Materiale arbeitet und auf die kleinsten Einzelheiten Rücksicht nimmt.

Zwischen dem Extrem des Aufhörens der ursprünglichsten Furchenbildungen zur Isolirung der einzelnen Somite und der vollständigen Ausbildung aller ihrer an den Rumpfsomiten sich vollziehenden Differenzirungen giebt es nun aber eine große Reihe gradueller Unterschiede. Und so finden wir denn auch, wie die obige Darstellung der thatsächlichen Befunde gelehrt hat, in der Ausgestaltung der occipitalen Somite, um die es sich hier zunächst handelt, eine beträchtliche Reihe von Unterschieden, deren Erklärung auf Grund der hier dargelegten principiellen Auffassung uns obliegt, die wir jedenfalls zu versuchen haben.

Und da handelt es sich in erster Linie um die Unterschiede in der Zahl und Größe der Occipitalsomite bei den eigentlichen Haien und bei *Torpedo*.

Ich habe meine Darstellung der thatsächlichen Befunde absichtlich mit *Mustelus* und *Heptanchus* begonnen, da sie sich am ähnlichsten sind und nach der herrschenden, auf vergleichende anatomische Gesichtspunkte fundirten Anschauung als »primitivste« Selachier gelten. Die sonderbaren Fehlschlüsse, die allerorten auf den Aberglauben gegründet werden, an diesem oder jenem Selachier eine »primitivere« Form vor sich zu haben, und die daran geknüpfte Voraussetzung, dieselbe müsse desshalb auch in jeder Richtung

ursprünglichere Zustände ihrer Entwicklung aufweisen — sie haben auch dazu verführt, dass Braus, welcher die Bildung der Occipitalurwirbel am eingehendsten studirt hat, *Spinax niger* für den »primitivsten« der bisher untersuchten Selachier hält und von vorn herein die Differenzen, welche zwischen der Entwicklung der Occipitalsomite bei *Spinax*, *Acanthias*, *Pristiurus* und *Torpedo* bestehen, in einer Weise erklärt, welche den »abgeleiteten« Bau besonders der Batoiden als maßgebend auch für die Beurtheilung der uranfänglichen Entwicklungsprocesse der Somitbildung gelten lässt. Und da sich nun mehr Occipitalsomite bei *Torpedo* als bei *Spinax* finden, so wird diese Erscheinung nach Gegenbaur-Fürbringer'schen Anschauungen auf eine Einbeziehung weiterer Rumpfsomite in den Kopf- resp. Schädelbezirk gedeutet — eine Erklärung, die mit der »abgeleiteteren« Natur der Batoiden natürlich harmonirt.

Thatsächlich finden wir nun die Gliederung des Kopfmesoderms am besten erhalten bei den beiden Arten der Gattung *Torpedo* — am besten erhalten nämlich in dem Sinne, dass die deutlichsten Spuren der Urwirbelbildung auch am Vorderkopfe noch zu erkennen sind. Diese Entdeckung, welche ich vor 11 Jahren in der 15. Studie niederlegte, ist seitdem von anderen Forschern bestätigt worden. Killian hat die große Zahl von Kopfmetameren am Kopfe der Embryonen von *T. ocellata* bestätigt, und Severtzow hat an beiden Arten von *Torpedo* dasselbe gethan und dabei ausdrücklich constatirt, er habe sich durch die Vergleichung meiner damaligen Abbildungen mit seinen Präparaten von der großen Genauigkeit der ersteren überzeugt. Wenn trotzdem beide Autoren zu anderen Zahlen und Deutungen gelangt sind, als ich damals, so ist das im Wesentlichen mein Fehler, den Killian eben so wie Severtzow sofort richtig erkannt haben: ich habe nämlich damals die prämandibulare Kopfhöhle als in der mandibularen bereits enthalten geglaubt — ein allerdings sehr beträchtlicher Fehler, der natürlich meine Deutungen der Abschnitte der Mandibularhöhle wesentlich verändern musste. Die Theile, welche ich als Homologa der prämandibularen Höhle bei jenem Embryo von *T. marmorata* mit *r*, *w* und *x* bezeichnete, deutet Severtzow als zur visceralen Region gehörig. Ob und wie weit er damit im Recht ist, lasse ich heute dahingestellt, da es einer umfangreichen Darstellung der höchst complicirten Entwicklung der Mandibularhöhle bedürfen wird, welche die nächste meiner »Studien« bringen soll, um sowohl die richtige Auffassung des Thatsächlichen als auch seiner morphologischen Deutung zu ermöglichen.

Wie sehr auch dabei ein umfassendes Vergleichungsmaterial fördert, werden die Darstellungen lehren, die ich von der Entwicklung dieser Region sowohl von *T. marmorata* als auch von *T. ocellata* beizubringen in der Lage bin.

Nun kann man ja aus diesem oder jenem Grunde den Zweifel hegen, ob diese Urwirbelbildung am Kopfe der *Torpedo*-Embryonen wirklich eine Recapitulation uralter Zustände des Wirbelthierkörpers vorstelle[1], und ob nicht vielleicht eine nachträgliche Pseudometamerisation aus uns unbekannten Gründen vorliege, welche keinerlei Geltung für phylogenetische Folgerungen involvire. Die neueste Tendenz der vergleichenden Anatomen, unbequeme Argumente, die auf ontogenetische Beobachtungen basirt werden, durch das Schlagwort »Cänogenese« wegzuschaffen, könnte vielleicht auch hierbei zur Anwendung gelangen. Aber man dürfte doch wohl fragen, welche cänogenetischen Ziele durch eine solche, schließlich doch auch nur vorübergehende, Metamerisation des Kopfmesoderms erreicht werden sollen, da weder an den Vorderkopfhöhlen noch am Occipitalmesoderm, so weit ich sehen kann, diese deutlichere Urwirbelbildung irgend welche directe Beziehung zu den späteren Gestaltungen aufweist, die aus den bezüglichen Theilen hervorgehen. Cänogenese kann doch nur in solchen Vorgängen und da erblickt werden, wo entweder eine larvale Interpolation oder eine Abkürzung der Entwicklung definitiver Zustände vor sich geht, aber nicht in dem Nachweise, dass ein fundamentaler Vorgang auch noch an einem Theil einer Formation stattfindet, deren Haupttheil durchgehends von diesem Vorgange beherrscht wird. Es scheint denn auch, dass von keiner Seite mehr (vielleicht Rabl ausgenommen) grundsätzlich an der Urwirbelbildung auch des Vorderkopfes der Selachierembryonen gezweifelt wird, dagegen Ungewissheit nur darüber bestehen geblieben ist, wie viel und welche Theile des Kopf-, besonders des Vorderkopf-Mesoderms durch primitive Somite dargestellt werden[2]. Und solche Zweifel sind nicht nur erlaubt, sondern durchaus berechtigt, da nicht nur die drei Autoren, welche bisher die *Torpedo*-Embryologie am eingehendsten dargestellt haben, unter sich verschiedener Meinung sind, sondern auch da die Fragen, um deren

[1] Vgl. Fürbringer pag. 701 ff.

[2] Fürbringer sagt sogar (pag. 708): »fast möchte man wünschen, dass der Nachweis gelänge, dass ein Theil der bei *Torpedo* gefundenen Myotome wirklich palingenetische Bedeutung besitze, nicht in der von Dohrn gegebenen Deutung als Augenmuskelsomite, aber als postorbitale paläocraniale Myomeren.

Lösung es sich handelt, und die von der Auffassung, welche man den einzelnen Abschnitten des Kopfmesoderms zu Theil werden lässt, wesentlich bedingt werden, zu den schwersten und tiefgreifendsten der gesammten Wirbelthiermorphologie gehören.

Wenn wir aber die Urwirbelbildung am Kopfmesoderm von *Torpedo* nicht als etwas Cänogenetisches, vielmehr als eine Recapitulation uranfänglicher Structurverhältnisse des Kopfes der Wirbelthiervorfahren ansehen dürfen, so tritt sofort die Frage auf, wie die Unterschiede der Segmentation bei den verschiedenen Selachiern zu erklären seien, und wie es komme, dass die anscheinend so abgeleiteten Batoiden im Besitz einer so archaistischen Formation geblieben sind, von der die scheinbar viel primitiveren Squaliden, *Heptanchus* eingeschlossen, bisher wenigstens, nichts gezeigt haben.

Was die letztere Frage anbelangt, so wird sie uns vielleicht zu der Einsicht verhelfen, dass die herkömmlichen Behauptungen von »primitiveren« Thierformen recht sehr auf die Goldwage zu legen seien, und dass wir herzlich wenig Kriterien besitzen, um zwischen Thieren der gleichen Organisationsstufe a priori unterscheiden zu können, ob dieser oder jener Entwicklungsvorgang ein größeres oder geringeres Recht auf Zuerkennung der Bewahrung primitiverer Elemente habe. Nur sorgfältige Vergleichung der Entwicklungszustände selbst und das Abwägen aller Unterschiede kann eine solche Abschätzung ermöglichen — und dabei wird dem Zweifel auch da noch Raum übrig bleiben, wo scheinbar selbstverständliche Argumente vorliegen — ja vielleicht da erst recht; es ist desshalb vielleicht ganz besonders lehrreich, dass die Embryonen von *Heptanchus*, auf deren Erforschung die ganze morphologische Welt die höchsten Erwartungen gesetzt hatte, in der Frage der primitiven Mesodermbildung des Kopfes im Stich lassen, während die von den vergleichend-anatomischen Bauleuten verworfenen Batoiden gerade dafür sich als Eckstein erweisen. Und dass sie noch für eine Reihe anderer und recht fundamentaler Fragen ähnliche Bedeutung gewinnen, erweist sich auch durch die bei *T. ocellata* aufgefundenen Reste der Vagusspinalganglien und wird sich im Fortgange dieser Untersuchungen noch weiter zeigen[1].

Wie es möglicher Weise zu erklären sei, dass zwischen *Torpedo*

[1] Dass übrigens auch Gegenbaur unter gewissen Umständen primitivere Zustände für *Torpedo* zugiebt — aber nur gegenüber anderen Rochen — lehrt seine Auseinandersetzung über das Hyomandibulare. Principiell spricht er sich darüber aus Vergl. Anat. d. Wirbelth. 1. Bd. pag. 334.

und den Haien ein so großer Unterschied in der Zahl und Beschaffenheit der Somite des Embryos sich findet, darüber hat schon Severtzow eine Reihe von Erwägungen angestellt, welche ihn aber zu keiner Entscheidung geführt haben. Seine Erwägungen gipfeln in der Aufstellung zweier Hypothesen. »Nach der ersten Hypothese ist *Torpedo* eine secundär umgewandelte Form, bei welcher in Folge des Processes der allgemeinen Körperverkürzung eine größere Zahl von Segmenten in den Kopf eingerückt ist, als bei den Haien. Nach der zweiten Hypothese ist die große Zahl der Somite der otiealen und der postoticalen Region eine primitive Erscheinung, welche bei den Haien (*Acanthias*) und bei den Rochen (*Torpedo*) beobachtet wird. Dabei wird der Process des Einrückens von Rumpfmetameren in die Occipitalregion von *Torpedo* auch hier beobachtet, obgleich in geringerem Grade: es tritt nämlich hier bei *Torpedo* ein Rumpfsegment mehr ein, als bei *Acanthias*, und um zwei mehr, als bei *Pristiurus*. Die wahrscheinlichen Ursachen dieses Processes sind oben angeführt worden. Welche von diesen zwei Hypothesen sich als der Wirklichkeit entsprechend erweisen wird, muss eine wiederholte Untersuchung der Metamerie des Kopfes der Haie zeigen« (l. c. pag. 427).

Es ist Severtzow entgangen, dass noch eine andere Möglichkeit vorlag, als die der von ihm angenommenen Alternative: nämlich die in der vorliegenden Arbeit zur Durchführung gelangte Hypothese einer größeren Verschmelzung von Somiten bei den Haien resp. einer treuer bewahrten Selbständigkeit primitiver Somite bei *Torpedo*. Dass Severtzow nicht auf diese Lösung des ihm klar vor Augen stehenden Problems verfallen ist, bleibt um so auffallender, als er die geringere Größe der *Torpedo*-Somite gegenüber denen der Haie ausdrücklich betont. Er sagt pag. 422: »Als auf eine wahrscheinliche Ursache dieser Einrückung der Segmente« (nämlich vorderer Rumpfsegmente in den Kopfbezirk) »können wir auf die Thatsache der allgemeinen Verkürzung des *Torpedo*-Körpers hinweisen. Dabei ist merkwürdig, dass der genannte Process sich nicht so stark in der Zahl der Somite, als in der Länge jedes Somits abspiegelt, was man auf folgende Weise durchprüfen kann.« Severtzow misst dann die durchschnittliche Länge des Somits von *Torpedo* an dem Durchmesser des Auges und vergleicht die gefundenen Werthe mit den auf gleiche Weise erhaltenen Zahlen bei *Acanthias:* es ergiebt sich dabei, dass die Somite bei *Torpedo* fast nur halb so lang sind als die von *Acanthias*. Severtzow erwähnt zwar, dass er bei dieser Messung Embryonen benutzte, welche erst

zwei Kiemensäcke gebildet hatten, wodurch wir allerdings einen relativ festen Punkt gewinnen, aber er sagt uns nicht, welche Somite er herausgegriffen hat, um diese Maße zu gewinnen. Und doch sind die Somite bei den Selachiern von sehr verschiedener Länge, wie meine obigen Darstellungen erweisen, wobei ich freilich nur bedauern kann, keine oder nur sehr ungeeignete Stadien der *Acanthias*-Entwicklung zur Verfügung gehabt zu haben.

Wie viel oder wie wenig Rumpfsomite in den Kopfbezirk einbezogen werden müssen, will man ein genaues vergleichend anatomisches Bild von der Constitution des Schädels haben, mag einstweilen dahingestellt bleiben: die Frage hat, offen gestanden, für die Aufdeckung der urgeschichtlichen Processe des Wirbelthierkopfes nicht das Interesse, welches ihr gerade in den letzten Arbeiten von Fürbringer, Braus und vielleicht auch Severtzow u. A. auf Grund anderer Fragstellung zugemessen wird. Denn nicht um den Kopf, sondern um den Schädel handelt es sich bei den Ermittlungen, ob dieser oder jener Nerv noch durch ein besonderes Foramen des Craniums oder bereits außerhalb der Grenze des Craniums verläuft. Diese Ermittlungen haben an sich gewiss ein beträchtliches vergleichend anatomisches Interesse, aber ein phylogenetisches nur, so weit es sich um die Feststellung der Processe handelt, welche zur Schädelbildung geführt haben. Will man, was ja wohl möglich und auch unter manchem Gesichtspunkt rationell sein kann, den Begriff Kopfbezirk mit dem Begriff Schädel congruiren, so thut man das auf Grund historischer Gesichtspunkte, denn das sogenannte Kopfproblem der modernen Morphologie war von Hause aus nur das Schädelproblem in der Goethe-Oken'schen Fassung. Es dieser allzu engen Fassung entkleidet und die negativen Gesichtspunkte in ihr Recht eingesetzt zu haben, bleibt das Verdienst Huxley's, während Gegenbaur den epochemachenden Anfang der Umgestaltung des Problems zu seiner gegenwärtigen Gestalt bewirkt hat. Aber so lange noch Erörterungen über Primordialcranium, Neocranium, Palaeocranium einen wesentlichen Theil der Discussionen bilden, so lange handelt es sich, wenigstens für meine Anschauungen, nicht um die Aufdeckung urgeschichtlicher Processe, sondern um Fragen, welche intra muros der Wirbelthiergeschichte zur Lösung gelangen werden, aber schwerlich dazu gelangen können ohne eine vorgängige Entscheidung der urgeschichtlichen Probleme, die noch heute so wie vor einigen dreißig Jahren, als ich anfing, mich mit diesen Problemen zu

beschäftigen, in der Frage gipfeln: ist der Mund der Wirbelthiere der ursprüngliche Mund oder ist er aus einem oder mehreren Paaren median verschmolzener Kiemenspalten hervorgegangen? Diese Frage, unbeirrt durch das allgemeine Anathema, das meinen bisherigen Versuchen zu ihrer Lösung entgegengebracht ward, von Neuem zu stellen und in meiner nächsten Arbeit von Neuem zu beantworten, dazu befähigt mich mehr als je meine seit drei Jahren wieder aufgenommene Bearbeitung der Selachierembryogenese, deren erste Resultate die vorliegenden Studien sind.

Nicht also, wie viel Rumpfsomite in die Formation des Wirbelthier*schädels* aufgenommen worden sind, bildet für mich das Motiv der Untersuchung, sondern welche Minimalzahl primitiver den Rumpfsomiten homodynamer Somite in den *gesammten Kopf* aufgegangen sind, welche Umformungen sie erlebt, und — freilich von anderen Gesichtspunkten aus — wie es zu begreifen sei, dass über eine anscheinend so einfache Frage so unermesslich lange Discussionen stattfinden konnten.

Die Grenze des Kopfbezirks danach bestimmen zu wollen, wie viel ursprünglich discrete Wirbelknorpel dem später entstehenden Cranium angegliedert oder einverleibt werden, verbietet von selbst, eine solche Grenze in den jüngeren Embryonalstadien aufzusuchen, in denen es noch keinen Knorpel giebt. Wir müssen desshalb eine Grenzbestimmung aus Elementen zu gewinnen trachten, welche eine phylogenetisch ältere Geschichte haben und desswegen schon in viel früheren ontogenetischen Stadien beobachtbar werden, als die Knorpelbildung des Craniums oder der Wirbel. Als ein solcher Punkt erscheint die hintere Grenze der *Vagusplatte*, deren Bedeutung für den Aufbau und die Geschichte des Wirbelthierkörpers mindestens eben so wichtig ist wie alle späteren Knorpel- oder Knochenbildungen. Wenn es auch nicht ausgeschlossen, vielmehr sogar wahrscheinlich ist, dass auch die Vagusplatte einstmals eine viel größere Ausdehnung caudalwärts besaß, — ihre oben dargestellten Entwicklungsphänomene liefern gerade in dieser Richtung neue Anzeichen — und dass ihre gegenwärtige Begrenzung nur als ein *relativ* fester Punkt erscheint, so darf doch vielleicht für die Ermittelung der uns hier beschäftigenden Fragen in den gegenseitigen Lagerungsverhältnissen der Occipitalsomite und der hinteren Grenze der Vagusplatte der Punkt erblickt werden, von dem aus Zählungen frontal- und caudalwärts mit *einiger* Aussicht auf Zuverlässigkeit unternommen werden können.

Bei einer solchen Orientirung entspricht das von Fürbringer und Braus mit dem Buchstaben *u* belegte Somit dem Punkt, von welchem aus caudalwärts bis zur vordersten Anlage der Kopfniere, frontalwärts bis zur Ohrblase Occipitalsomite gezählt werden können, während unter der Ohrblase der todte Punkt der Kopfsomite und davor die eigentlichen Vorderkopfsomite zu erblicken sind. Es wird späterer Ermittlung bedürfen, wie die Kopfnierenbildung frontalwärts am besten zu begrenzen ist, da man schwerlich bezweifeln darf, dass auch die Nierenbildung nicht zufällig an irgend einem mitten im Körper liegenden Metamer begonnen hat, sondern von Anfang an einen integrirenden Theil der Organisation aller Metameren gebildet hat. Welche Einflüsse dahin geführt haben, die Nierenbildung nur auf den eigentlichen Rumpftheil einzuschränken, wird sich möglicher Weise noch anschaulich machen lassen — aber auch eine solche Einsicht werden wir nur gewinnen können, wenn die Fundamentalfrage über die Mundbildung der Wirbelthiere und ihrer Vorfahren gelöst sein wird.

Nehmen wir also die oben genannten drei Punkte (Vornierenanfang, hintere Grenze der Vagusplatte und Mitte der Ohrblase) als relativ feste Punkte an, so erhalten wir die Möglichkeit, Zahl und Größe bestimmter Somite bei den einzelnen Selachiern in Stadien bestimmen zu können, welche beträchtlich jünger sind, als diejenigen, deren Schädelknorpelbildung bereits begonnen hat. Immerhin aber ist damit noch nicht das ganze Problem gelöst, denn auch die Vagusanlage tritt erst in Stadien auf, welche bereits vielerlei Unterschiede und Ungleichheiten in der Somitbildung offenbaren. Ich habe mich bisher vergeblich bemüht, ein sicheres Kriterium aufzufinden, das schon im allerersten Anfang der Somitbildung eine Handhabe für die Entscheidung böte, welches Somit z. B. dem Buchstaben *u* entspräche, welches als *v*, resp. als *t* zu bezeichnen sei. Ob das überhaupt je mit Sicherheit bestimmt werden könne, wenn es sich um Embryonen von 1—2 mm Länge handelt, bei denen noch nicht einmal ein Anfang zur Medullarrohrbildung geschehen ist, erscheint mir zweifelhaft — und desshalb wird den Versuchen in dieser Richtung ein Element der Unsicherheit wohl immer anhaften bleiben.

Das ist um so mehr zu bedauern, als, wie die voranstehenden thatsächlichen Beobachtungen beweisen, unvollkommene Theilungen resp. Verschmelzungen von Somiten schon während des ersten Auftretens constatirt werden können. Gerade die interessantesten

Formen der unvollkommenen Theilung sind diejenigen, welche bei Embryonen von 1 mm Länge auftreten in Gestalt von Somiten, welche eine Schicht Zellen als mittlere Querwand besitzen, wodurch ein größerer und ein kleinerer Abschnitt gebildet wird; dem kleineren Abschnitt fehlt also eine seiner ihm normaler Weise zukommenden Querwände (Taf. 10 Fig. 3). Unterbliebe die Bildung dieser einreihigen Querwand vollständig, so hätten wir überhaupt nur ein einziges Somit vor uns, dessen Größe freilich immer den Verdacht erwecken würde, es sei aus dem Material zweier ursprünglicher Somite aufgebaut. Die Höhle eines solchen Somits ist dann beträchtlich in die Länge gezogen, erscheint eventuell bisquitförmig — und solcher Höhlen fanden sich eine ganze Anzahl bei den verschiedenen Selachierembryonen, aber fast immer nur in der Region der Occipitalsomite *c—t*. Verbinden sich noch mehr Somite zu einer solchen Einheit unter Wegfall der Querwandbildung, so wachsen die Urwirbelhöhlen zu Längsspalten aus, wie wir sie meist am Vorderkopf finden, wie wir sie aber auch z. B. bei einem Embryo von *Heptanchus* bis zur Region des Occipitalsomits *c* angetroffen haben. Werden dann diese Längsspalten geräumiger, so entstehen aus ihnen die Höhlen der vorderen Kopfsegmente, welche mitunter geradezu abenteuerlichen Umfang erreichen und mit den ihnen anhängenden Hohlräumen der Seitenplatten sich sogar zu den sonderbarsten Bildungen ausgestalten, deren morphologische oder physiologische Motive zunächst völlig unerfindlich sind. Dass aber solche Blasenbildungen keine Eigenthümlichkeit des Vorderkopfmesoderms sind, lehren die Blasen an den dorsalen Kuppen der Occipitalsomite der *Heptanchus*-Embryonen (vgl. pag. 26 Taf. 4 Fig. 5 u. 7), die ihrerseits freilich nur eine ins Ungemessene fortschreitende Ausbildung der bei allen Selachier-Embryonen sich findenden dorsalen Hohlräume der Rumpfsomite sind. Wesshalb derlei Hohlräume gebildet werden, ob sie vielleicht eine physiologische Bedeutung für das Leben der Embryonen haben, bleibe dahingestellt.

Auf vergleichende Beurtheilung der Blasenbildung des Vorderkopfmesoderms kann ich mich an dieser Stelle nicht einlassen; derselben müsste eine sorgfältige Darstellung der Entstehung dieser Blasen bei den einzelnen Selachierarten vorausgehen, dieselbe bleibt indessen der nächsten Arbeit vorbehalten. Mittheilen will ich nur, dass auch in dieser Richtung die *Torpedo*-Embryonen ziemlich isolirt erscheinen, allem Anscheine nach aber relativ ursprünglichere Verhältnisse beibehalten haben. In der Region der Occipitalsomite

haben wir nur ausnahmsweise, besonders bei *Heptanchus* und *Mustelus*, mit Blasenbildung zu thun, da die Verschmelzung oder unvollkommene Theilung selten mehr als zwei primitive Somite auf einmal betrifft.

Wichtig ist es, festzustellen, dass gerade bei den Occipitalsomiten unvollkommene Theilungen noch in späteren Stadien gefunden werden und unzweideutig als solche daran zu erkennen sind, dass entweder nur die laterale Lamelle getheilt erscheint, oder aber die dorsale Wandung durch eine oder zwei mäßig tief eindringende Falten in zwei oder drei Abschnitte getrennt wird. Häufig genug gehen auch von einem Somit zwei Seitenplattenabschnitte ventral ab, am seltensten aber weist die mediale, das Myotom bildende Lamelle, bei sonstiger Einheit der übrigen Theile, eine Trennung in zwei muskelbildende Abschnitte auf. Immerhin kommt auch das mehrfach vor; ich brauche nur auf die von *Mustelus* beschriebenen und abgebildeten Verhältnisse (pag. 15, Taf. II Fig. 4—9 c, c_1) hinzuweisen, um auch solche Fälle anschaulich zu machen.

Besondere Erwähnung verdienen noch die hauptsächlich bei *Torpedo* vorkommenden Fälle kleinerer und ganz kleiner Somite, die zwischen den größeren Occipitalsomiten beobachtet werden (Taf. 5 Fig. 11 u. 12 und Taf. 7 Fig. 3—6 a). Sie scheinen wie eine Art Knospen an ihren Nachbarn zu sitzen, oft nur dorsal oder lateral, mitunter auch medial vorzukommen. Sie sind aber gerade darum interessant, weil sie die Vorstellung begründen, dass auch die Zahl der Occipitalsomite von *Torpedo* nicht eine ursprüngliche ist, sondern bereits Verschmelzungen oder unvollkommene Theilungen aufweist — wesshalb ich auch schon in meiner früheren Arbeit (15. Studie pag. 365) darauf hinwies, dass wir wohl ein Minimum von ursprünglichen Kopfsomiten, aber schwerlich das Maximum oder eine Normalzahl anzugeben in den Stand gesetzt werden würden. Die Umgestaltungen des vorderen Körperendes, auch der Selachier, sind viel zu bedeutend und treten viel zu früh in der Entwicklung des Embryos auf, als dass wir nicht die Wahrscheinlichkeit in Betracht ziehen müssten, es könnten bei der phylogenetischen Concentrationsarbeit im Kopfgebiet der Selachiervorfahren auch noch eine größere Zahl von Metameren vorhanden gewesen sein, als sie *Torpedo* uns offenbart.

Aus all diesen Gründen brauchen wir also nicht erstaunt zu sein, wenn die Zählung der Somite des Kopfes schwierig ist, und eine Übereinstimmung der Autoren über die Zahl bisher nicht gewonnen ward. Wenn die beiden Seiten desselben Embryos in der Zahl der mehr oder weniger deutlich geschiedenen Somite Unter-

schiede aufweisen, und wenn Embryonen derselben Art, sogar im gleichen Stadium, solche Varianten in Menge erkennen lassen, so ist es nicht zu verwundern, das zwischen weiter aus einander liegenden Gruppen oder Typen der Selachier ein bestimmterer Unterschied in Zahl und damit auch Größe der Occipitalsomite angetroffen wird, und wir brauchen zur Erklärung dieses Unterschiedes nicht zu der Severtzow'schen Hypothese zu greifen, es seien in den Kopf der Rochen, in Folge der Verkürzung der Körperlänge, eine größere Zahl von Somiten eingerückt, als bei den Haien.

Wesshalb die »Verkürzung der Körperlänge« mehr Somite in den Kopf einrücken lassen soll, als normaler Weise ihm zukommen, kann ich nicht verstehen und sehe in diesem Argument des sonst so vorurtheilsfreien Severtzow nur die Bestätigung davon, wie fest das auf vergl.-anatomischer Basis geschaffene Dogma vom »Einrücken der vordersten Rumpfsegmente« in den Kopfbezirk wurzelt. *Spinax niger* und *Pristiurus* sind um nichts länger, eher kürzer, als voll ausgewachsene Exemplare von *Torpedo marmorata*, und doch sind ihre Occipitalsomite nicht zahlreicher als die des doppelt und dreifach so langen *Mustelus;* und *Selache maxima*, *Odontaspis*, *Hexanchus* haben schwerlich weniger Occipitalsomite als *Spinax* und *Pristiurus*, die großen *Raja batis* und *Cephaloptera diurna* weniger, als die kleinen *Raja asterias* oder *Torpedo ocellata*. Die Körperlänge mag wohl zu der Gesammtzahl aller Somite in irgend einem Verhältnis stehen, übt aber schwerlich auf die morphologischen Beziehungen in der Occipitalregion einen reducirenden oder sonst umgestaltenden Einfluss aus. Wie weit die Größenunterschiede der einzelnen Selachier — und eben so anderer Vertebraten — auf Zunahme in Größe und Ausdehnung aller oder bestimmter Regionen ihrer Metameren beruhen, und wie weit sie durch Vermehrung der Gesammtzahl dieser Metameren bewirkt werden, das mag ja wohl noch festzustellen sein, falls Gesichtspunkte höherer Art eine solche Feststellung wünschenswerth machen sollten — aber dass Verlängerung oder Verkürzung des Körpers so wesentliche structurelle Einflüsse hätten, wie sie hier von Severtzow angenommen werden, ist um so unwahrscheinlicher, als diese Einflüsse sich dann sogar bis in die allerersten Vorgänge der Embryonalentwicklung geltend gemacht haben müssten.

Kann ich aber Severtzow nicht zustimmen in der Annahme, die geringere Körpergröße von *Torpedo* begründe auch die relativ geringere Größe ihrer Somite und die Zunahme ihrer in den Kopf-

bereich eingerückten Zahl, so bin ich doch durchaus einverstanden mit der von ihm behaupteten Thatsache dieser größeren Zahl und habe desshalb schon oben (pag. 38) meine Vorbehalte gemacht, wie weit es angehe, die Buchstabenbezeichnung von Fürbringer und Braus unterschiedlos auf Formen wie *Mustelus* und *Torpedo* anzuwenden.

Denn, wenn Unterschiede in der Zahl der im Kopfbezirk enthaltenen Somite bei den Selachiern bestehen, so ist es selbstverständlich, dass die Bezeichnungsweise mit rücklaufendem Alphabet, auch wenn dieselbe von einem allen Formen gemeinsamen Anfangspunkt ausgeht, doch an irgend einer oder gar mehreren Stellen Uncongruentes mit denselben Buchstaben bezeichnen muss. Und wie sehr das der Fall ist, sahen wir bei den Somiten, die wir mit *u*, *t*, *s*, *r*, *q*, *p* zu bezeichnen hatten. Während bei den Spinaciden nach Braus von Anfang an nur *u* und *t* lateralwärts von der beginnenden Vagusplatte bedeckt werden, und *u* caudal über den Hinterrand des Vagus vorragt, *t* frontal aber kaum vom Glossopharyngeus ganz bedeckt wird, finden sich die Myotome *u*, *t* und *s* bei *Torpedo* medial von der Vagusplatte im engeren Sinne gelagert, und der Glossopharyngeus kreuzt Mesodermgebiete, welche wir den Somiten *r*, *p* und *q* gleichsetzen müssten, wären diese Mesodermgebiete noch als Somite so scharf zu unterscheiden, wie die als *u*, *t* und *s* bezeichneten. Sie bilden aber keine Muskelfasern mehr, lösen sich vielmehr frühzeitig zu Bindegewebe auf, aus dem Fascien, Cutis und vielleicht noch andere Gewebselemente hervorgehen.

Wir können also nicht daran zweifeln, dass mehr Somite im Kopfbezirk, speciell im Occipitalbezirk von *Torpedo* enthalten sind, als in dem der Haie, wie *Spinax*, *Mustelus*, *Heptanchus*, *Pristiurus* u. A.

Wie ist dieses auffallende Factum nun zu erklären, wenn die Severtzow'sche Erklärungsweise als unzulässig erscheint?

Es wird Niemand, der mir bis hierher gefolgt ist, zweifelhaft sein, welche Erklärung meiner Anschauung nach allein gegeben werden kann. Bei den Haien, so weit dieselben bisher untersucht sind, findet eine größere Zusammenziehung oder Verschmelzung ursprünglich getrennter Somite statt, als bei *Torpedo*, welche die primitiveren Zustände treuer bewahrt hat, als die Haie. Wenn also Severtzow sagt, die Verkürzung des *Torpedo*-Körpers (in der Rumpf- und Kopfregion) habe sich hauptsächlich in der Länge der Somite abgespiegelt, so mag es wahr sein, dass die absolute Länge der

Somite bei kleineren Formen eben auch eine geringere ist, als bei den größeren, aber diese Verkleinerung der Dimensionen bezieht sich nicht allein auf die Somite, vielmehr — der Natur der Sache nach — auch auf alle anderen Organe, so weit sie nicht specifische, mit der Natur der *Torpedo*-Organisation zusammenhängende, fortschreitende Entwicklung genommen haben. Severtzow fährt fort: »Die Breite der Visceralsäcke bei den *Torpedo*-Embryonen im Vergleich mit den entsprechenden Gebilden der Haie und die Anordnung der anderen Organe des Kopfes, insbesondere der Anlagen der Kopfnerven, führt uns zu dem Schluss, dass die allgemeinen Dimensionen des *Torpedo*-Kopfes sich in geringerem Maße verkürzt haben, als die Somitenlänge. Dadurch kann man, wie mir scheint, die von uns constatirte Thatsache erklären, dass auf eine gegebene Region des Kopfes (z. B. zwischen dem Spiraculars ack und dem zweiten Visceralsack) bei *Torpedo* eine größere Somitenzahl kommt, als bei den Haien; bei *Torpedo* hat sich die Länge der einzelnen Somite in größerem Maße verringert, als die Dimensionen anderer Organe des Kopfes, und desswegen ist bei der allgemeinen Verkürzung des Körpers eine größere Zahl von Rumpfsomiten in den Kopf eingerückt als bei den Haien, und die ganze Reihe der Kopfsomite ist in rostraler Richtung vorgerückt. Im Zusammenhang damit reducirt sich bei den Rochen eine größere Zahl von Kopfsomiten, an deren Stelle die vorderen Rumpfsegmente eintreten.«

Hätte wirklich ein solches »Einrücken« der Somite in den Bereich des Kopfes bei *Torpedo* im Unterschied zu den Haien stattgefunden, so müssten wir also annehmen, dass das Somit, welches mit dem Hinterrand der Vagusplatte abschließt, nicht *u* sondern — da nach Severtzow zwei Rumpfsomite in den Occipitalbezirk einbezogen sein sollen — *w* zu heißen habe. Es müssten dann also auch die Somite, welche die Kopfniere produciren, um zwei Stück weiter nach vorn gerückt sein. Nun finden wir aber, dass dies keineswegs der Fall ist, dass vielmehr die Entfernung des vordersten, eine Kopfnierenanlage besitzenden Rumpfsegmentes eben so groß ist, wie bei den Haien, d. h. dass eben so viel Somite zwischen der Vagusplatte und dem Kopfnierenanfang sich finden, wie bei den Haien. Wir müssten also, um consequent zu sein, annehmen, dass auch die Kopfnierenanlage sich um zwei Metameren weiter nach hinten verschoben habe; und damit nicht genug, müsste entweder die Kopfniere sich auf weniger Somite erstrecken, oder auch die

Urniere müsste sich gleichfalls verschieben — kurz eine gründliche Revolution müsste stattgefunden haben, für die irgend einen plausiblen Grund zu erfinden wohl recht schwierig sein dürfte.

Fassen wir dagegen ins Auge, welche Unterschiede in der Somitbildung des Kopfes bei den einzelnen Squaliden, ja sogar bei den Individuen derselben Art, und, wie schon oft hervorgehoben ward, sogar auf den beiden Seiten desselben Individuums sich finden, wie viele Verschmelzungen oder unvollkommene Theilungen sich haben constatiren lassen, so ist es gewiss viel einfacher, den Unterschied in der Zahl der Kopfsomite der Squaliden und Batoiden auf die von mir erstrebte Weise zu erklären — zumal da eine solche Erklärung keinerlei sonstige Eingriffe in die Deutung der Gesammtorganisation voraussetzt. Und diese Erklärung ist so sehr viel natürlicher, weil sie sich auf einen Process stützt, der im Princip als gültig angenommen wird auch von den sonst sich schroff gegenüberstehenden Vertretern der verschiedenen morphologischen Schulen.

Schon in seiner Arbeit über die »Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten etc.« aus dem Jahre 1895 hat sich Sewertzow eingehend mit den hier erörterten Problemen beschäftigt. Es heißt dort auf pag. 90: »— die Beziehung der mesodermalen Segmente zum Gehörorgan scheint eine bei Weitem nicht constante zu sein, da zwischen der Gehörblase und dem vorderen oberen Bogen der occipitalen Region sich bei den Haien drei (das V., VI. und VII. Somit), bei den Amphibien und Vögeln aber nur zwei Somite befinden; bei den Amphibien (Anura) und Vögeln befindet sich in der prootischen Region noch ein mesodermales Segment. Es entsteht die Frage: welchem Umstand soll man solche Veränderungen in den gegenseitigen Beziehungen zwischen der Gehörblase und den Somiten zuschreiben? Ist hier ein Somit zwischen dem ersten und zweiten Somit der Vögel und schwanzlosen Amphibien ausgefallen, oder hat hier nur eine Verschiebung der Somitenreihe in Bezug auf das Ohr stattgefunden? Alles, was wir in Bezug auf die Reduction der Somite wissen, deutet darauf hin, dass die Reduction ganz successiv vom vorderen Ende der Segmente nach hinten geht, so dass die Endglieder der Reihe allmählich eines nach dem anderen verschwinden; wir begegnen keinem Falle von Atrophie der Segmente innerhalb der Reihe. Desswegen hat auch die Voraussetzung, dass zwischen zwei sich erhaltenden Metameren ein Metamer spurlos verschwunden sei, für sich viel weniger Grund, als die Voraussetzung, dass die Lage der ganzen Somitreihe in Bezug zur

Gehörblase sich verändert habe: in der That sind die Somite mit der Gehörblase nicht, wie z. B. mit dem Occipitalbogen oder den Wirbelbogen verbunden. Dass zwischen denselben Verschiebungen stattfinden können, beweist sich dadurch, dass bei den Neunaugen das Somit, welches nach seiner Innervirung zur metaotischen Region (das I. Somit des M. lateralis, das III. Segment HATSCHEK's) — nach seiner topographischen Lage zur prootischen Region gehört. Wodurch die vorwärts gerichtete Verschiebung der Somite bei Amphibien und Vögeln bedingt sein konnte, ist freilich sehr schwer zu sagen: vielleicht dass eine der Ursachen die Entwicklung des Gehörorgans war, vielleicht nahmen hieran auch andere Bedingungen Theil.« Und in einer Anmerkung fügt SEVERTZOW dieser Auseinandersetzung noch das Folgende bei: »Wie mir scheint, haben wir keinen Grund, vorauszusetzen, dass zwischen den palingenetischen Somiten v. WIJHE's (I—VI) und den cänogenetischen (VII—IX) ein Wegfallen der Segmente stattgefunden hat. Wir sehen eine vollkommen regelmäßige Anlage der Kopfsomite und ein eben so regelmäßiges Verschwinden derselben; in allen Fällen, wo die Reduction stattfindet, geht sie vom Ende der Reihe der Somite. Man kann mir einwenden, dass das vordere Glied der Somitreihe der Haie, welches dem M. rectus externus den Anfang giebt, sich erhält, während die folgenden Somite verschwinden (IV, V, VI v. WIJHE, HOFFMANN). Ich werde darauf bemerken, dass der M. rectus externus seine Function verändert hat, und (im definitiven Zustande) aufhörte, ein typisches Myotom zu sein; dass die Reduction im Kopf der Haie von vorn nach hinten geht, wird dadurch bewiesen, dass das IV. Somit sehr schnell, das V. später verschwindet, das VI. schon Muskelfasern giebt und verschwindet, das VII. sich im Laufe des ganzen Lebens erhält.«

Ich habe diese Darlegungen SEVERTZOW's so ausführlich wiedergegeben, einmal weil sie die Auffassung eines ziemlich unparteiischen Forschers ausdrücken, dann aber auch, weil sie den Ursprung seiner Hypothese bezüglich der vermehrten Somitzahl bei *Torpedo* erkennen lassen.

SEVERTZOW würde wahrscheinlich anders geurtheilt haben, wenn er nicht unter dem Einfluss der Doctrinen GEGENBAUR's stünde, welche in dem auch für andere Forscher maßgebenden Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes etc.« (Morph. Jahrb. 1887) sich finden. Auch in seiner Arbeit über *Torpedo* hält er noch an einem Gegensatz des mandibularen und prämandibularen Segments der Selachier gegenüber

den übrigen Somiten fest. In dem M. rectus externus sieht er den Anfang der eigentlichen Somitreihe des Kopfes — und somit des Körpers —, lässt sich dadurch verführen, die Reduction der Somite als von vorn nach hinten fortschreitend anzunehmen, und sträubt sich, anzuerkennen, dass solche Reduction auch an anderen Stellen, zumal zwischen den sogenannten palingenetischen und cänogenetischen Somiten des Kopfes hätte Platz greifen können. Würde aber Severtzow (und Andere mit ihm) auch noch den Glauben an die isolirte Stellung des mandibularen und prämandibularen Kopfsegments festhalten, wenn er erführe, dass der M. rectus externus in beträchtlichem, ja wesentlichstem Theil aus Elementen der Mandibularhöhle besteht? Dass die ganze mittlere Partie der Mandibularhöhle, welche zwischen M. obliquus superior und Adductor mandibulae sich findet, nicht, wie bisher fast alle Autoren unterschiedslos — auch Severtzow einbegriffen — lehrten, zu Grunde geht, sondern sich als vorderstes und wesentlichstes Stück des M. rectus externus erhält? Dass es ohne jeden Zweifel sich so verhält, wird aber meine nächste Arbeit, ausführlich darlegen. Der einzige Autor, der von dieser Umwandlung des mittleren Abschnittes der Mandibularhöhle etwas gesehen hat, ist Miss Platt (vgl. ihren Aufsatz über *Acanthias* in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 pag. 86), nur irrt sie in so fern, als sie den aus dieser Partie der Mandibularhöhle hervorgehenden Muskel, den sie beschreibt und abbildet, zu Grunde gehen lässt, während sich auf das deutlichste nachweisen lässt, dass er den vordersten Theil des Rectus externus bildet.

Was wird nun aus dem Satze, dass man das mandibulare und prämandibulare Segment der Selachier mit den übrigen Somiten des Körpers darum nicht homologisiren könne, »weil ihre weitere Entwicklung« entgegenstehe? Dass die Entwicklung der Mandibularhöhle eine andere ist, als die aller übrigen Somite, ist gewiss richtig, aber der Grund dieser Erscheinung liegt in der besonderen Function der Theile, die aus ihr hervorgehen, nicht in einer von Anfang an gegensätzlichen oder total verschiedenen morphologischen Anlage. Gewiss hat die Mandibularhöhle die allermerkwürdigsten Schicksale durch die Aufeinanderfolge von Functionswechseln erlebt, die sich an ihr vollzogen haben, und hat desshalb auch die auffallende Gestalt erhalten, die sie schon in den ersten Stadien ihrer embryonalen Entwicklung aufweist. Wer sich aber dadurch verführen lässt, ihr von Hause aus einen anderen Ursprung zu vindiciren, als ihn die übrigen Kopf- oder Rumpfsomite gehabt haben, der steht noch mit

einem Bein auf dem morphologischen Standpunkt der vergleichenden Anatomie, den ich früher einmal den prähistorischen (15. Studie pag. 365) genannt habe, mit dem andern aber auf dem Flugsand willkürlicher Annahmen und Vermuthungen — er kommt nothwendiger Weise zu Falle.

Wenn also der M. rectus externus und mit ihm die Somite, welche nach Sewertzow der 3. Kopfhöhle van Wijhe's entsprechen, nicht die vordersten Somite sind, so fällt damit die Theorie, dass die Reduction der Kopfsomite von vorn nach hinten, nicht aber innerhalb der Reihe stattfände oder stattgefunden haben könne, und wir dürfen uns getrost nach Anzeichen einer solchen vorausgesetzten Reduction innerhalb der Reihe umsehen. Worin aber besteht dieser Process der Reduction? Was heißt »spurloses Verschwinden eines Metamers?« Ist ein solches spurlos verschwunden, wenn es sich mit einem oder beiden seiner Nachbarn zu einer äußerlich nicht trennbaren, räumlichen Einheit verbindet? Ist es spurlos verschwunden, wenn es wie eine Knospe einem größeren Nachbarn aufsitzt? ist es spurlos verschwunden, wenn es in der allerersten Anlage mit unvollkommener Ausbildung seiner Wandungen einem vorderen oder hinteren vollständigen Metamer sich gleichsam »anlöthet«? Ein »spurloses« Verschwinden kann in keinem dieser Fälle angenommen werden, und wie häufig solche Fälle eintreten wird der Leser der ersten Bogen dieser Arbeit erfahren haben. Aber vielleicht wird man sagen, allerdings könne ein Metamer auch spurlos verschwinden, wenn nämlich keine Spur seiner ursprünglichen Selbständigkeit mehr übrig bleibe, wenn die es früher gebildet habenden Zellen ohne irgend welche Spur einer Trennung in den Aufbau eines Nachbarmetamers aufgehen, dieses Nachbarsegment durch solches Aufsaugen zwar beträchtlich an Größe zunehme, aber doch eben nur ein, räumlich unterscheidbares, Metamer darstelle.

Als solche Metameren erscheinen mir in der That die großen Occipitalsomite, welche schon von Anfang an in ihrer Einheit größer angelegt werden, als die Rumpfsomite.

Wollte man den Versuch machen, ihre bedeutendere Größe aus der Wichtigkeit ihrer späteren Function herzuleiten, so glaube ich kaum, dass man zu sehr befriedigenden Ergebnissen gelangen wird, denn die aus ihnen hervorgehende Muskulatur reducirt sich entweder zu ganz geringer Bedeutung — dem M. subspinalis und den M. interbasales — oder verschwindet völlig. Statt also eine Rechtfertigung für die Größe der ersten Anlage dieser Somite in dem Umfang der

aus ihnen hervorgehenden Muskulatur zu erblicken, müsste gerade umgekehrt geschlossen werden: weil die aus diesen Somiten hervorgehenden Muskeln sehr reducirt werden, bei manchen Selachiern sogar völlig zu Grunde gehen, ist es wahrscheinlich, dass zu der außergewöhnlichen Größe ihrer Anlage latente Verschmelzungen oder unterbliebene Theilung beigetragen haben. Und ein solcher Schluss würde durchaus bündig sein im Hinblick auf die vielfachen und umfangreichen Verschmelzungen, welche das Mesoderm des Vorderkopfes erlitten hat, wie wir bereits wissen und später noch viel eingehender erfahren werden. Gerade die Bildung des M. rectus externus wird uns ein Paradigma von Somitverschmelzungen bieten, wie es bisher noch nicht ins Auge gefasst ward, und wenn bei vielen Squaliden nur eine umfangreiche Blase als frühes Stadium dieses Muskels erscheint, so darf man mit Recht auf eine Anzahl latent gebliebener Veränderungen schließen, die das Mesoderm des Vorderkopfes hier durchgemacht hat.

Wie aber »innerhalb der Reihe« Myotome theils mit ihren Nachbarn verschmelzen, theils als Myotome allmählich der Auflösung verfallen können, lehrt uns nicht nur der Augenschein, sondern auch die einfache und auch allerseits als gültig angenommene Betrachtung, dass überall da, wo die Beweglichkeit von Körpertheilen aus irgend welchen Gründen abnimmt oder gänzlich beseitigt wird, auch die Organe, welche die Bewegungen vermittelten, schwächer werden oder gänzlich schwinden — und diese Organe sind eben in erster Linie die Muskeln, in zweiter Linie die Gelenke. Beide schwinden pari passu und machen starren Verbindungen bisher gegen einander beweglicher Theile Platz. Solchen »starr gewordenen« Bezirken entspricht am Kopf die Gegend der Gehörblase, der ganze Vorderkopf und die Umgebung des Auges. In welcher Reihenfolge die Beweglichkeit aller dieser Theile aufgegeben ward, ist natürlich schwer festzustellen, aber ich halte es nicht für unmöglich, dass auch diesen Räthseln noch beträchtliche Lösungsbestandtheile abgewonnen werden könnten. Dass aber der Process des Starrwerdens, wenn er einmal an irgend einer Stelle des Körpers begonnen hat, sich leicht weiter fortpflanzt, lehrt die oberflächlichste Betrachtung der Skeletbildung sowohl der Wirbelthiere, wie der Arthropoden und anderer Thiere; desshalb hat ein allmähliches Fortschreiten der »Schädelbildung« auf Kosten der angrenzenden Rumpfwirbel durchaus nichts Überraschendes; Ungleichheiten in dieser Beziehung bei den einzelnen Gruppen der Selachier und noch mehr

bei anderen Vertebraten sind keine Probleme, die sachliche oder principielle Erklärungsschwierigkeiten böten.

Wenn uns dennoch solche Schwierigkeiten hier entgegentreten, so wurzeln dieselben nicht in den Thatsachen, sondern in den daran geknüpften Doctrinen. Di e lernt man am besten kennen in Gegenbaur's Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets« (Morph. Jahrb. 13. Bd. 1887). Ich citire die einschlägige Darstellung (pag. 93) der Wichtigkeit der principiellen Fragen wegen in extenso.

»Nachdem in der Kopfanlage der Selachier sowohl palingenetische als cänogenetische Befunde sich ergeben, erstere mehr in den vorderen, letztere mehr im hinteren Abschnitte derselben, wird die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes gesetzt. Es ergiebt sich von selbst die Grenze, bis zu welcher ihre Zeugnisse Gültigkeit haben können. Jenseits dieser Grenze hat die weiter schreitende Forschung, wenn sie nicht bodenloser Speculation verfallen will, die Vergleichung zur Führerin zu nehmen. Die Vergleichung verweist uns auf einen noch tiefer stehenden Organisationszustand, jenen von *Amphioxus*. Bevor wir diesem uns zuwenden, bleiben uns am Craniotenkopfe jene beiderlei Bestandtheile zu betrachten, die wir nach Art ihres Ursprungs gleichfalls als palingenetische und cänogenetische bezeichnen können.

»Ordnen wir uns nun hiernach die Verhältnisse des Selachierkopfes, so ergeben sich an demselben die palingenetischen Elemente als primäre und die cänogenetischen als secundäre Bestandtheile zu unterscheiden. Den ersteren gehört die Kopfdarmhöhle mit allen Kiemenbogen zu, eben so die sechs ersten Kopfsomite und alle Hirnnerven mit Ausschluss der unteren Vaguswurzeln. Diese fallen mit den drei letzten Kopfsomiten dem secundären Bestandtheile zu. Was ich primär nannte, repräsentirt aber gewiss nicht einen völlig ursprünglichen Zustand. Wir haben ja drei Kopfsomite dabei, die rudimentäre Organe vorstellen. Auch die Kopfdarmhöhle ist sicher nicht mehr in primitivem Umfange vorhanden, denn die Kiemenzahl ist in Vergleichung mit den Notidaniden beschränkt. Es ist also schon an diesem relativ primären Theile des Kopfes die Reduction maßgebend geworden. Da aber aus diesem Abschnitte alle Bestandtheile von primitiveren sich ableiten, ist er trotz der Reduction der palingenetische Abschnitt.

»Wie ist nun der secundäre Bestandtheil des Kopfes letzterem hinzugekommen? Diese Frage ist nicht durch directe Beobachtung,

sondern nur durch Vergleichung zu beantworten [?]. Wenn wir drei Kopfsomite (4—6) ohne die Bedeutung der anderen sehen, als rudimentäre Gebilde, so ist die Annahme gerechtfertigt [??], dass die Stelle, welche die auf jene folgenden letzten oder die secundären Kopfsomite (7—9) einnehmen, möglicher Weise [!] durch primäre Kopfsomite eingenommen war, welche noch weiter der Rückbildung verfielen. Wir hätten dann in den primären Kopfsomiten eine Abstufung des functionellen Werthes: die drei ersten lassen Muskeln hervorgehen; das erste eine größere Zahl, das zweite und dritte je nur einen, die drei nächsten (4—6) gar keinen mehr, und die hypothetisch daran schließenden gelangen nicht einmal mehr zur Anlage. Wie viel das waren (2 oder 3 oder noch mehr) mag für jetzt dahingestellt bleiben. Wir haben aber mit dieser begründeten Annahme einer gänzlichen Verkümmerung von Kopfsomiten die Möglichkeit gewonnen, das Vorrücken von Rumpfsomiten zu begreifen, welches ohne jene Voraussetzung unverständlich ist. Auf jene Dislocation von drei Rumpfsomiten stützt sich also die Annahme einer gänzlichen Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite.

— — — Wie in der Dorsalregion nicht alle vorauszusetzenden Somite sich ausbilden, oder nur zur Anlage gelangen, so ist auch die ventrale Region als reducirt zu betrachten. Dass eine viel größere Anzahl von Kiemenbogen, als sie selbst die Notidaniden noch aufweisen, vorausgegangen sein wird, habe ich schon früher mit Gründen belegt. Sie sind nicht widerlegt worden. Ich beschränke mich, hier darauf zu verweisen. Das eifrige Suchen nach Rudimenten von Kiemenanlagen, wie wenig es auch von Erfolg begleitet war, bezeugt die Verbreitung der Vorstellung einer eingetretenen Minderung der Kiemenzahl. Ob vorn im Bereiche der Labialknorpel Kiemen zu Grunde gegangen sind, ist zweifelhaft. — — Dagegen ist für das hintere Kiemengebiet die stattgehabte Reduction heute noch erweislich und es ist hier nur die Anzahl der verschwundenen Kiemen nicht sicher bestimmbar.

»Die im ventralen wie im dorsalen Gebiet der Anlage des Selachierkopfes erkennbaren Veränderungen gegen einen noch früher nicht unmittelbar nachweisbaren, sondern nur zu erschließenden Zustand geben zur Genüge zu erkennen, welch große Vorsicht die Beurtheilung jenes Befundes erheischt. Die Ontogenie zeigt eben auch hier nur ein Stück des phylogenetischen Weges, die letzte Etappe desselben, und es ist ein großer Irrthum, dieses Stück für den ganzen Weg zu halten [?]. Es ist seltsam, dass man bei dem

gewiss richtigen Gefühle von der Unvollständigkeit der in den Kiemenanlagen bestehenden Urkunde, die dorsale Metamerie für etwas Completes und in seiner Ursprünglichkeit Unversehrtes gehalten hat, anstatt auch hier wenigstens den Zweifel walten zu lassen.«

Ich habe diese Gegenbaur'schen Darlegungen in extenso reproducirt, weil sie die Achillesferse seiner gesammten, das Kopfproblem betreffenden Doctrinen enthalten und zugleich eine Unguis leonis bilden für die ganze Art und Weise, in welcher er sowohl eigene Argumente aufstellt und benutzt, als auch mit den entgegenstehenden Argumentationen Anderer verfährt.

Gegenbaur gelangt zu einer Unterscheidung eines primären resp. palingenetischen Abschnittes des Kopfes im Gegensatz zu einem secundären resp. cänogenetischen auf welchem Wege? Wie er selbst sagt, »nicht durch die directe Beobachtung, sondern nur durch Vergleichung«. Natürlich — durch directe Beobachtung lässt sich ein phylogenetischer Vorgang, zumal einer von einer solchen zeitlichen Ausdehnung, wie der hier in Betracht kommende, allüberall nicht feststellen. Dies kann Gegenbaur also wohl kaum unter dem Ausdruck »directe Beobachtung« verstanden haben. Wenn er also der »directen Beobachtung« die »Vergleichung« entgegensetzt, so wird damit wohl ausgedrückt sein sollen, dass directe Beobachtung ontogenetischer Processe sich als incompetent erwiese, diese Frage zu beantworten. Worauf aber beruhen die aus der »Vergleichung« stammenden Argumente? Wir lesen es gleich darauf. »Weil wir drei Somite als rudimentäre Gebilde dreien anderen nicht rudimentären folgen sehen, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Stelle, welche die auf jene folgenden letzten oder die secundären (7—9) Kopfsomite einnehmen, möglicher Weise durch primäre Kopfsomite eingenommen war, welche noch weiter der Rückbildung verfielen«. Also die »Annahme« eines »möglicher Weise« stattgehabten Vorganges ist Alles, worauf sich die Scheidung eines palingenetischen Abschnittes des Kopfes von einem cänogenetischen gründet. Wahrlich, eine recht zweifelhafte Grundlage, für die in der That eine Bestätigung durch directe Beobachtung ontogenetischer Processe nicht beizubringen ist! Wie aber, wenn vielleicht gar die directe Beobachtung ontogenetischer Thatsachen jener »Annahme der Möglichkeit« einer gänzlichen Verkümmerung von Kopfsomiten unübersteigliche Hindernisse bereitete — was würde dann aus der Scheidung palingenetischer und cänogenetischer Kopf-

abschnitte? Denn »auf jene Dislocation von drei Rumpfsomiten stützt sich die Annahme einer gänzlichen Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite«. Woher weiß aber GEGENBAUR, dass drei Rumpfsomite dislocirt sind? Die directe Beobachtung wird auch dabei wohl im Stiche gelassen haben; die »Vergleichung« als die höhere Instanz muss wohl die ganze Verantwortlichkeit übernommen haben. In der That findet sich nur der Hinweis auf die größere Kiemenzahl der Notidaniden und schließlich — auf den Kiemenkorb des *Amphioxus* als Grund für die Annahme! Freilich wird die »directe« Ableitung der Cranioten vom *Amphioxus* als »zu bedenklich« beanstandet: »die hypothetischen Stammformen beider werden aber *Amphioxus*-ähnlich gewesen sein und wie dieser viele Kiemenspalten besessen haben« (l. c. pag. 95 Anm.). Abgesehen von der Unbestimmtheit des Ausdruckes »ähnlich« könnte sogar ich mit dieser Fassung des Satzes mich einverstanden erklären — immerhin aber würde die Ähnlichkeit der von mir reconstruirten hypothetischen Stammform mit der aus GEGENBAUR's Werkstätte hervorgehenden wohl zu wünschen übrig lassen.

Aber durch die Notidaniden wird die stattgehabte Reduction des primären Kopftheils »erwiesen«, da die übrigen Selachier zwei Kiemensäcke weniger haben. Damit ist »also schon an diesem relativ primären Theile des Kopfes die Reduction maßgebend geworden« (pag. 94). Was ist nun aber hier unter »Reduction« zu verstehen? Es ist schwer, das aus dem GEGENBAUR'schen Aufsatze mit Bestimmtheit herauszulesen. Sind nur die Durchbruchsöffnungen der Kiemen, also die eigentlichen Kiemenspalten, nicht zu Stande gekommen? Oder sind die Kiemensäcke nicht ausgestülpt worden? Im ersteren Falle wäre das Ectoderm betheiligt, im letzteren nur das Entoderm. Ist der Cölomabschnitt, welcher zwischen den fünften und sechsten eben so wie zwischen dem sechsten und siebenten Kiemensack bei *Heptanchus* die Muskulatur bildet, bei den pentabranchen Selachiern nicht vorhanden? Was findet sich denn aber an dieser Grenze zwischen Kopf- und Rumpfbezirk? Welches ist der hinterste Bestandtheil der Muskulatur der Kiemenregion bei den pentabranchen Selachiern, und wie beschaffen ist derselbe Bestandtheil bei *Hexanchus* und bei *Heptanchus*? Findet sich irgend eine Besonderheit bei diesem Muskulaturabschnitt der ersteren oder der letzteren? Wenn ja, so gäbe es doch einen Fingerzeig für die Art und den Ort der Reduction, die hier stattgefunden haben soll. Denn wenn, wie auch GEGENBAUR mit besonderem Nachdruck

gegen Ahlborn betont, ursprünglich eine einheitliche Metamerie auch für die dorsalen und ventralen Theile des Mesoderms bestand (vgl. l. c. pag. 29 ff.), so muss diesem hintersten Bestandtheil der Kiemenmuskulatur doch auch ein dorsaler Abschnitt der Somite, also Myotome, entsprochen haben, und dann muss wenigstens in den ersten Stadien der Embryonalentwicklung eine Spur dieser dorsalen Abschnitte vorhanden sein, die der betreffenden ventralen Partie gehörten. Schließlich, wenn, wie Gegenbaur auf das nachdrücklichste betont (pag. 92 ff.), auch die Nerven in Betracht zu ziehen sind, so muss es doch auch gelingen, an ihnen die vorgekommene Reduction in so bestimmter Weise darzulegen, dass man eine Vorstellung davon gewinnt, ob die bei *Heptanchus* vorhandenen Vagusäste der beiden hinteren Kiemenbogen bei den pentabranchen Selachiern nun mit Stumpf und Stiel ausgerottet worden sind. Gegenbaur sagt, durch »directe Beobachtung« sei hier nichts zu machen, und auf pag. 93 hieß es ja, wie wir schon oben lasen: »Nachdem in der Kopfanlage der Selachier sowohl palingenetische als cänogenetische Befunde sich ergaben, erstere mehr in dem vorderen, letztere mehr im hinteren Abschnitte derselben, wird die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes gesetzt. Es ergiebt sich von selbst die Grenze, bis zu welcher ihre Zeugnisse Geltung haben können. Jenseits dieser Grenze hat die weiter schreitende Forschung, wenn sie nicht bodenloser Speculation verfallen will, die Vergleichung als Führerin zu nehmen.« Die »sich von selbst ergebende Grenze«, bis zu welcher die Zeugnisse der ontogenetischen Forschung Geltung haben können, ist ein recht überraschender Gedanke, und ich muss offen gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, ihn mir ganz klar zu machen. Bisher hatte ich geglaubt, dass die »sich von selbst ergebende Grenze« der ontogenetischen Forschung ausschließlich in technischen Schwierigkeiten gefunden würde, die theils durch die Seltenheit des Materials (wie z. B. bezüglich der Embryologie der Notidaniden) theils durch Unvollkommenheit der Conservirung oder schließlich durch die in der Natur des Mikroskops gelegene Grenze der Sichtbarmachung kleinster Theile verursacht würde. Warum eine andere, und noch dazu eine sich von selbst ergebende Grenze angenommen werden müsse, will mir eben so wenig einleuchten, wie dass die »Vergleichung« in dieser Beziehung besser dran sein sollte, als die Ontogenie? Hat die »Vergleichung« — natürlich doch die »Vergleichende Anatomie«, denn, wie ich das schon früher nachdrücklich betonte, auch die Ontogenie »vergleicht«, wie das denn auch

besonders der vorliegende Aufsatz erweist — nicht ähnliche »Grenzen« vor Allem in der Mangelhaftigkeit des Materials? Muss sie nicht auf Schritt und Tritt diese Lücken des Materials, wie auch der vorliegende Fall zeigt, durch »Annahmen« ausfüllen, weil ihr die »Thatsachen« fehlen? Und ist denn die Speculation der vergleichenden Anatomie in diesem Sinne weniger »bodenlos« als die der Ontogenie?

Wir haben nun in den voraufgehenden Abschnitten dieser Arbeit gesehen, dass die Ontogenie durchaus in der Lage war, die eben ausgesprochenen Fragen zu beantworten, und dass sie über den Verbleib der hintersten beiden Paare von Kiemenspalten oder von Kiemensäcken der pentabranchen Selachier, ebenso über die ventralen Theile der zugehörigen Somite und über die sie innervirenden Nerven, kurz über diese ganze Region hinreichend klare Auskunft zu geben im Stande war.

Wir wissen, dass eine sechste Kiemenspalte auch bei den pentabranchen Selachiern angelegt wird, aber nicht mehr durchbricht, während eine siebente nur noch als eine Verdickung des Entoderms auftritt, welche kaum mehr als »Ausstülpung« des Entoderms gelten darf. Beide Entodermbildungen dieser Region sind also vorhanden und können als wegweisend angesehen werden für die Feststellung der zugehörigen mesodermalen Abschnitte. Was ist aus letzteren geworden? Am wichtigsten ist dabei derjenige Cölomabschnitt, welcher bei Notidaniden *hinter* der letzten Kieme sich findet. Denn wenn dieser Cölomabschnitt und die aus ihm entstehende Muskulatur sich *tale quale* bei den pentabranchen Selachiern wieder findet, mit den ihr eigenen, von den Muskelbildungen der vorhergehenden Visceralbogen so gründlich verschiedenen Gestaltungen, so sollte man glauben, dadurch wäre so gut wie positiv erwiesen, dass die »Reduction« der Seitenplatten an dieser Bildung ihre Grenze gefunden und nur »*innerhalb der Reihe*« stattgefunden haben kann, nicht aber an ihrem äußersten Ende.

Nun ist in der That an dieser hintersten Grenze des branchialen Bezirks — also damit nach Gegenbaur'scher Annahme auch des gesammten Kopfbezirks — ein Muskel vorhanden, der ein von seinen »homodynamen«, vor ihm liegenden Genossen sehr abweichendes Verhalten bekundet. Es ist der, auch noch in anderer Richtung bemerkenswerthe M. *trapezius*. Die Abweichungen dieses Muskels in der Disposition seiner Fasern, seiner ganzen Ausbreitung und Insertionen von denen seiner homodynamen Genossen sind so groß, dass man ihn füglich nicht mit irgend einem derselben

verwechseln kann. Wenn man aber doch den Versuch machen wollte, die Eigenthümlichkeiten der Ausbreitung und Faserrichtung des Trapezius ohne Weiteres durch Substitution einem Cölomabschnitt der vor ihm liegenden Visceralbogen (also dem sechsten bei *Hexanchus* und sogar dem fünften bei den pentabranchen Selachiern) zu vindiciren, so bleibt dem gegenüber der Appell an die Ontogenie übrig, welche eben doch nicht ganz so enge Grenzen hat, wie Gegenbaur und Fürbringer ihr gern anweisen, und welche den Nachweis liefert, dass auch bei den pentabranchen Selachiern der Trapezius genau an derselben Stelle entsteht, wo er bei *Heptanchus* gefunden wird, dass somit der Mangel resp. die Reduction der Seitenplatten nicht hinter, sondern vor ihm geschehen ist, pari passu mit dem nicht mehr geschehenden Durchbruch des sechsten und siebenten Kiemenspaltenpaares. Bei den meisten pentabranchen Selachiern, deren Ontogenie ich bearbeitet habe, wird der sechste Kiemensack deutlich angelegt, erreicht aber nicht mehr das Ectoderm und kann in Folge dessen keinen Abschnitt der Seitenplatten mehr von dem mit dem Pericard in Zusammenhang bleibenden hinteren Theil derselben abschnüren: letzterer bleibt eine zusammenhängende Masse. Und bei Embryonen von *Scyllium catulus* habe ich auch noch den Anfang der Ausstülpung des siebenten Kiemensackes beobachten können — man hat also wohl Recht, anzunehmen, dass die für beide bestimmten Seitenplattenabschnitte, eben so wie die zugehörigen Placodenbildungen des Ectoderms, nicht mehr speciell gesondert werden und mit den abschließenden Bildungen des ganzen Kiemenkorbes verschmolzen bleiben. Diese abschließende Bildung aber ist der M. trapezius, welcher auch durch seine Innervation erweist, dass er den hintersten Theil der Seitenplatten bildet, in so fern er auch die hintersten Seitenhornfasern empfängt. Es ist charakteristisch genug, dass derjenige Theil des Trapezius, welcher als sog. vorderstes Bündel sich an den letzten knorpeligen Kiemenbogen befestigt, auch bei *Heptanchus* von dem letzten eigentlichen Vagusast innervirt wird, während der Haupttheil des Trapezius, der sich an der großen dorsalen Fascie und an den Septis der dorsalen Längsmuskulatur einerseits und an dem Scapulartheil des Schultergürtels andererseits inserirt, von dem eigentlichen N. accessorius versorgt wird[1].

[1] Die Entwicklungsgeschichte des Trapezius ist mir zwar durchaus bekannt: ich habe sie an Haien und Rochen, auch an *Heptanchus* bearbeitet. Wenn

Und wenn sich dann weiter feststellen lässt, dass der oder die Somite, aus deren ventralen Abschnitten bei *Heptanchus* und bei pentabranchen Haien, wie z. B. *Mustelus*, der Trapezius entsteht, identisch sind, dass also auch die dorsalen Theile und somit die Myotome einander entsprechen, so folgt daraus auf bündige Weise, dass von einem Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbereich im Sinne der GEGENBAUR'schen Anschauungen keine Rede sein kann. Derjenige Process, der wirklich stattfindet und den man auch, entgegen der GEGENBAUR'schen Behauptung, sehr wohl »direct beobachten« kann, ist eine ungleiche Bewegung der dorsalen und ventralen Abschnitte der Occipitalsomite während der Entwicklung: letztere bewegen sich caudalwärts in Folge des wachsenden Umfanges des Kiemenapparates, erstere bewegen sich nur ganz wenig caudalwärts und bleiben dann entweder stehen oder concentriren sich, wenn auch in viel geringerem Maße, in der Gegend hinter dem Labyrinth. Diese Processe finden während des embryonalen Lebens statt und haben mancherlei Gestalt: einestheils unvollkommene Theilung der ursprünglich zur Anlage bestimmten Somite — wir sahen sie in den frühesten Embryonal-

ich sie aber an dieser Stelle nicht mittheile, mich vielmehr auf die obigen kurzen Angaben beschränke, so liegt das an dem Umstande, dass zusammen mit der Bildungsgeschichte des Trapezius und seiner Nerven auch die hauptsächlichsten Elemente der Entwicklung des Pericards und des ganzen Herzens dargestellt werden müssten, dass vor dieser Darstellung aber die Verhältnisse des Vorderkopfes und vor Allem die Mundbildung ins Klare zu bringen sind, ohne welche eine gründliche Einsicht in diese höchst verwickelten phylogenetischen Processe unmöglich ist.

Wenn FÜRBRINGER die mehr als sonderbare Vermuthung äußert, die Gegner der Archipterygiumtheorie hätten entweder »Unkenntnis der elementarsten anatomischen Verhältnisse« bewiesen oder gar »geflissentliches Todtschweigen des für sie unbequemen Muskels« beobachtet, weil Niemand bisher die Ontogenie des Trapezius aufgeklärt habe, so kann ich ihm die Versicherung geben, dass, so weit diese liebenswürdige Alternative auch auf mich Anwendung finden soll, sie gründlich vorbeischießt: mir ist der Trapezius schon so lange bekannt, wie die VETTER'sche Untersuchung über die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, und todtgeschwiegen habe ich seine Entwicklungsgeschichte am allerwenigsten aus den von FÜRBRINGER gemuthmaßten Gründen, weil ich diese Gründe für eben so unrichtig und phylogenetisch werthlos halte, wie die ganze Archipterygiumtheorie. Die Gründe für diese meine von der FÜRBRINGER'schen abweichende Auffassung werde ich allerdings auch erst geben, wenn ich die ganze Entwicklungsgeschichte des Trapezius darstelle — und das hat noch Zeit.

stadien Platz greifen — oder Verschmelzung bereits in Theilung begriffener, aber in diesem Process stehen gebliebener Metameren — was wir gleichfalls in etwas weiter entwickelten, aber immer noch sehr frühen Stadien nachweisen konnten — oder schließlich Auflösung eines zur Anlage durchgedrungenen Somits durch allmähliche Rückbildung oder mesenchymatöse Umgestaltung seiner Theile, durch welche, wenigstens für unsere gegenwärtige Kenntnis und Erkenntnis, die individuelle Existenz der betreffenden Somite aufgehoben wird. Auch diesen Process kann man schon in den verschiedensten Abstufungen von den ersten Stadien an beobachten: am Vorderkopf und in der Gegend der Ohrblase findet die mesenchymatöse Auflösung der dorsalen Somittheile zuerst statt und greift sowohl nach vorn — in einer später darzustellenden Weise — als besonders caudalwärts um sich, wo sie in verschiedener Abstufung bis zur völligen Auflösung der Occipitalsomite gelangt, was je nach der Gruppe oder auch der Species, ja mitunter wohl auch nach den Individuen der einzelnen Arten der Selachier verschieden ausfällt.

Dass diese unvollkommenen Theilungen oder Verschmelzungen, ja vielleicht auch mesenchymatösen Auflösungen auch an den ventralen Theilen der Somite, also im Bereich der Seitenplatten, mit anderen Worten, der Visceralbogen, stattfinden, und dass die Verschmelzung oder unvollkommene Theilung der dorsalen und ventralen Bildungen völlig unabhängig von einander geschehen kann, darf um so weniger bezweifelt werden, als bei *Torpedo*-Embryonen trotz ihrer größeren Zahl von Myotomen die geringere Zahl von Visceralbogen existirt, während *Heptanchus* weniger Myotome als *Torpedo* und doch mehr Visceralbogen aufweist. Bei den pentabranchen Selachiern gehen also die hinteren Visceralbogen, resp. die für sie bestimmten Seitenplattenabschnitte im M. trapezius auf oder aber sie werden überhaupt nicht als gesondertes Zellmaterial mehr unterschieden.

Will Gegenbaur dieses auf Rückbildung oder Verschmelzung dorsaler und ventraler Somittheile beruhende Eingehen »gänzliche Verkümmerung« nennen, so mag er es; wir hätten dann nur einen Streit um Worte geführt, nicht um das Stattfinden oder Nicht-Stattfinden mehr oder weniger beobachtbarer Processe des ontogenetischen Geschehens. Wenn er aber — wie oben citirt ward — von »hypothetischen Kopfsomiten, die gar nicht mehr zur Anlage gelangen« spricht, so liegt die Sache anders.

Diese Anschauung Gegenbaur's, dass im Kopf der Cranioten — also hier der Selachier — Metameren wirklich bis auf jede Spur

verschwunden seien, gründet sich auf den Vergleich mit *Amphioxus*. Er spricht das mehrfach, am ausführlichsten pag. 98 aus. Es heißt dort:

Die Vergleichung mit *Amphioxus* liefert für diesen Ideengang die thatsächlichen Grundlagen. Sie begründet die Annahme eines dem Kopfe der Cranioten zu Grunde liegenden älteren Zustandes, der also dadurch kein rein hypothetischer ist [?]. Wenn *Amphioxus* auch nicht als eine direkt zu den Cranioten überleitende Stammform der Vertebraten gelten kann, so giebt seine Organisation doch gerade bezüglich der Cephalogenese wichtige Aufschlüsse. Denn hier liegt der niederste Zustand der Differenzirung des Kopfes vor. Als letzteren betrachte ich den gesammten vorderen Abschnitt des Körpers, welcher die Kopfdarmhöhle mit den Kiemen enthält. — — Bei *Amphioxus* erstreckt sich die Metamerie der Urwirbel oder Somite gleichmäßig über den ganzen Körper. Bei den Cranioten ist diese Gleichmäßigkeit nicht vorhanden, am Kopfe sind Defecte und Umlagerungen aufgetreten, die wohl mit eben der Sonderung des Kopfes aus einem *Amphioxus*-ähnlichen, nicht aber gleichen Zustande in Connex stehen. Dass solche Somite am Kopfe vorkommen, begründet auch die Annahme eines ähnlichen Verhaltens derselben wie bei *Amphioxus*. Indem man die Befunde bei letzterem mit jenen der Selachierontogenie in Zusammenhang bringt, ist auch für die Cranioten ein Ausgangspunkt mit vielen Kiemen, also eine ausgedehntere Kopfdarmhöhle vorauszusetzen, und über den Kiemen eine größere Zahl von Kopfsomiten. Die Frage, ob letztere den Kiemen entsprechen, bringen wir hier nicht zur Besprechung, da bei *Amphioxus* gerade in dieser Hinsicht ganz andere Verhältnisse als bei den Cranioten obwalten. Ein ähnlich wie bei *Amphioxus* bestehender Indifferenzzustand des Kopfes wird durch dreierlei, wohl causal unter einander zusammenhängende Vorgänge mit der Kopfanlage zu verknüpfen sein. Diese Vorgänge sind wirkliche, nicht hypothetische Fictionen, jeder einzelne derselben ist ontogenetisch realisirt. Den einen sehe ich in der bedeutenden Entfaltung der Sinneswerkzeuge am Kopfe, deren Auftreten das centrale Nervensystem beherrschen und in ihm jene Veränderungen hervorbringen wird, wie sie in der Sonderung des Gehirns und wiederum in einer Gliederung und Volumentfaltung des Gehirns sich zeigen. Aus dieser Umwandlung entsteht wohl der größte Theil der Eigenthümlichkeiten des Kopfes, zu denen noch andere kommen mögen. Die am Gehirn ein bedeutenderes Volum ausprägenden Vorgänge können

die dorsale Kopfregion nicht mehr so beweglich sein lassen wie vorher. Die im früheren Zustande aus den Kopfsomiten entstandene Muskulatur hat daher keine Bedeutung für die Bewegung dieses Körpertheiles. Sie erhält sich nur so weit, als sie neuen Einrichtungen, dem Auge, sich angepasst hat. Drei Kopfsomite liefern Augenmuskeln, einige folgende Somite werden zwar noch angelegt, lassen aber keine Muskeln mehr hervorgehen. Alle übrigen, die einmal vorhanden gewesen sein mögen, gelangen nicht mehr zur Anlage.«

Wie bei den meisten GEGENBAUR'schen Darlegungen speculativer Natur ist es auch bei der vorstehenden, gerade desshalb von mir in extenso abgedruckten, nichts weniger als leicht, die ihnen zu Grunde liegenden Vorstellungen klar zu erkennen. Theils ist die Ausdrucksweise zu unbestimmt und dehnbar, theils scheint auch die gesammte Vorstellung keineswegs bestimmt und fest begrenzt zu sein. Es ließe sich das ja auch als in der Natur der Sache begründet verstehen, weil eben die Rückführung der Cranioten auf *Amphioxus* eine äußerst schwierige und problematische ist, welche mit so vielen Wenns und Abers umgeben bleibt, dass schon darum der Zweifel an der Berechtigung einer Rückführung in dieser Form durchaus begründet erscheint. Indessen will ich meinen alten Unglauben an die Verwendbarkeit des *Amphioxus* für eine fortschreitende Erkenntnis der Wirbelthiermorphologie an dieser Stelle nicht von Neuem ausführlich begründen: der richtige Zeitpunkt und die richtige Situation für eine solche Discussion kann erst nach anderen Darlegungen thatsächlicher Art, zumal über die ontogenetischen Befunde der Vorderkopfentwicklung eintreten.

Hier lag mir daran, festzustellen, wie sich GEGENBAUR die Vorgänge vorstellt, welche ihn veranlasst haben, von »Rückbildung und Schwinden hinterer Kopfsomite« zu sprechen. Sie legen sich, seiner Anschauung zufolge, nicht einmal im frühesten Embryonalstadium mehr an, sind überhaupt nicht mehr an irgend einem Craniotenembryo materiell vorhanden, so dass man vielleicht nicht einmal fehl geht, wenn man annimmt, dass ohne den Vergleich mit der *Amphioxus*-Gestalt wohl auch GEGENBAUR keinen Anlass gefunden haben würde, von einem solchen »Schwinden« überhaupt zu sprechen. Es heißt aber noch weiter auf pag. 99:

»Gleichzeitig tritt eine Ausbildung der vorderen Kiemen und deren Bogen und damit Hand in Hand eine Rückbildung und ein Schwinden der hinteren auf. Die Stelle eines Theils der an

seinem hinteren Abschnitte rückgebildeten Somite nehmen solche ein, die vom Rumpfe her vorwärts gerückt sind.«

Hier treten neue Schwierigkeiten der Interpretation ein. Gegenbaur sagt: es seien die bei *Amphioxus* vorhandenen zahlreichen hinteren Kopfsomite geschwunden und gelangten bei den Cranioten nicht einmal mehr zur Anlage. Man müsse aber doch bei den Cranioten einen Ausgangspunkt mit vielen Kiemen, also eine ausgedehntere Kopfdarmhöhle voraussetzen und über den Kiemen eine größere Zahl von Kopfsomiten. »Gleichzeitig aber tritt eine Ausbildung der vorderen Kiemen und ihrer Bogen und damit Hand in Hand eine Rückbildung und ein Schwinden der hinteren (scilicet Kiemen und deren Bogen) auf.« Man fragt: schwanden diese Kiemen und hinteren Bogen zugleich mit den hinteren Kopfsomiten? oder schwanden die Kiemen allein und blieben die Somite bestehen? oder umgedreht schwanden die Somite und blieben die Kiemen bestehen? Sind aber Somite und Kiemen am hinteren Theile des Kopfabschnittes ausgefallen, so werden die vordersten Rumpfsomite eo ipso die Nachbarn der übrig gebliebenen Kopfsomite und der unter ihnen liegenden Kiemen. Wie können sie denn aber »an die Stelle eines Theiles derselben« vorrücken?

Zu klarer Erkenntnis dessen, was Gegenbaur sich vorstellt, gelangt man nicht. Es kommt ihm aber offenbar darauf an, ein sich Übereinanderschieben dorsaler und ventraler Theile an den vorausgesetzten Grenzbezirken von Kopf und Rumpf als phylogenetisches Ereignis zu erweisen oder begreiflich zu machen und das »Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfabschnitt« als eine fundamentale Thatsache hinzustellen.

Das ergiebt sich aus den weiter folgenden Betrachtungen über das gegenseitige Verhalten der dorsalen und der ventralen Metamerie in Vergleichung mit *Amphioxus*. Die »Anlagen« der Kiemenspalten erscheinen Gegenbaur bei *Amphioxus* und den Cranioten »gleichartig« (pag. 100). »Die Übereinstimmung der ersten Anlage scheint aber später in Divergenz überzugehen.« Die Kiemenspalten bei *Amphioxus* »gestalten sich« nämlich reicher als die durch die Somite des Kopfes ausgesprochene Metamerie, wodurch »die Beziehung der höheren Zustände auf diesen Theil der Organisation von *Amphioxus* bedenklich« wird. »Eben so bedenklich wäre die Folgerung: weil bei *Amphioxus* eine selbständige »Branchiomerie« sich entfaltet, muss sie auch den Cranioten zukommen. Das könnte vielleicht als wahrscheinlich gelten, wenn die betreffenden Ver-

hältnisse der Cranioten dunkel wären, was sie nun nicht mehr sind« [?!]. Gegenbaur fährt nun fort, gestützt auf die damals vorliegenden Ergebnisse der Ontogenie, den Zusammenhang der dorsalen und ventralen »Bestandtheile« des zweiten Somits mit dem ersten Kiemenbogen als gesichert darzustellen, »da die betreffende Kopfhöhle in die Höhle des Kieferbogens sich fortsetzt« (pag. 101). Vom zweiten Metamer (drittes Somit und Hyoidbogen) werde es zwar angegeben, sei aber weniger gesichert [?]. »Das vierte Somit hat jedenfalls seine Bedeutung eingebüßt, denn es entwickelt sich keine Muskulatur aus ihm. Wenn es Beziehungen zum zweiten Kiemenbogen gewonnen [!] hat, so ist darin um so eher ein secundärer [?] Zustand zu sehen, als von da an den ursprünglichen Kopfsomiten nicht mehr der Werth der ersten zukommt [?]. — — Indem ich die Beziehung vorderer Somite zu Kiemenbogen, dorsaler Theile zu ventralen hervorhob, habe ich darin ein primitiveres Verhalten erkannt, als an der folgenden Kopfregion, die ich als mittlere bezeichnen will. An dieser fehlt die Verbindung der Kiemenbogenhöhlen mit den Kopfhöhlen [?], was ich von der Reduktion der Kopfsomite ableiten möchte, und an der hinteren Kopfregion kann sie gar nicht mehr erwartet werden, da deren drei Somite wahrscheinlich sämmtlich nicht dem Kopfe angehören.«

Diese Äußerungen beweisen also ziemlich bestimmt, dass Gegenbaur keine ursprüngliche metamere Zusammengehörigkeit der Occipitalsomite mit den darunterliegenden »Bestandtheilen« der hinteren Visceralbögen annimmt, ja sogar sie für undenkbar hält, weil die betreffenden Occipitalsomite »wahrscheinlich« nicht dem Kopfe angehören, zu dem doch die Visceralbögen mit Einschluss des hintersten, aus dem auch bei *Heptanchus* der Trapezius gebildet wird, gerechnet werden.

Um aber diese Auffassung primärer Zusammengehörigkeit dorsaler und ventraler »Bestandtheile« der Metameren, die nur durch secundäre Einflüsse (Zugrundegehen hinterer Kopfsomite und Vorrücken von Rumpfsomiten an ihre Stelle) gestört sei, gegen Ahlborn (gegen dessen Leugnen der Congruenz dorsaler Metamerie mit der Branchiomerie implicite diese ganze Argumentation gerichtet ist) aufrecht zu erhalten, bezieht sich Gegenbaur noch auf die ultima ratio der vergleichenden Anatomie, die Nerven. Es wird aus dem Trigeminus, Trochlearis etc. für das erste Metamer, aus dem Abducens und Acustico-Facialis eine Innervation der zugehörigen dorsalen und ventralen Abschnitte des zweiten in der mehr oder weniger

herkömmlichen Weise construirt, dem dritten Metamer aber, wegen gänzlichen Zugrundegehens seines Somits, nur der Glossopharyngeus zuerkannt, wobei es zweifelhaft bleibt, ob dieser Kiemenbogen überhaupt mit dem fünften Somit irgend einen genetischen Zusammenhang habe.

Dieser Zweifel wird noch stärker bei dem folgenden vierten Metamer, dem das sechste Somit entsprechen müsste, das aber »ohne Muskelderivat«, also rudimentär bleibt. »Für die letzten Metameren bestehen dorsale Defecte, so dass sie nur durch die ventralen Theile oder die Kiemenbogen dargestellt sind.« Für sie alle besteht der Vagus. »Die Ontogenie hat für die metamere Bedeutung des Vagus nichts Großes erwiesen. Es liegen also hier die Dinge, wie sie die Anatomie zeigt. Daher gelten auch alle jene Gründe noch vollständig, die ich für die Polymerie des Vagus angegeben hatte. — — Mit dem Vagus schließen die primitiven Kopfnerven ab. Sie besitzen, so weit sie metamerer Bedeutung sind, in der Genese etwas Gemeinsames, dass ihre Wurzeln oberhalb der Somite verlaufen, sich mit ihren Ganglien vom Ectoderm sondern, während die hinteren Wurzeln der spinalen Nerven unterhalb der Somite verlaufen. Aus dieser Verschiedenheit entspringt ein triftiger Grund gegen die Vorstellung, dass der Kopf successive aus dem Rumpfe hervorgegangen sei, die Kopfnerven aus Spinalnerven entstanden wären. Ich halte jene ontogenetische Thatsache daher von großer Bedeutung.« [Also doch!] »Sie misst auch beiderlei Nerven einen verschiedenen Werth zu, welchem gemäß ich meine Auffassung der Kopfnerven modificire. — — Meiner früheren Darstellung gegenüber habe ich also die Annahme einer völligen Homodynamie der Kopfnerven mit Spinalnerven verlassen. — — Für die Nerven der Vagusgruppe hat sich bezüglich unserer Fragen nichts Wesentliches geändert, mit Ausnahme der unteren Vaguswurzeln, welche wahrscheinlich sämmtlich nicht ursprüngliche Kopfnerven, sondern untere Wurzeln von Spinalnerven sind, die dem Kopfe sich anschlossen. Dass im Ramus lateralis Rami dorsales desselben erkannt sind, hat für die Kopfmetamerie keine Bedeutung.«

Ich habe in den ausführlichen und zum größten Theile wörtlichen Citaten aus Gegenbaur's den Forschungen der letzten 10—12 Jahre häufig als Leitfaden dienenden Auseinandersetzungen die hauptsächlichsten Argumente zusammengetragen, welche die Doctrin von dem »Hineinrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk« begründen, und werde schwerlich Widerspruch zu erfahren haben, wenn ich

diese Argumente dahin zusammenfasse: der Vergleich mit dem als Kopfbezirk aufgefassten Körperabschnitt des *Amphioxus* begründet die **Annahme** von der **möglicher Weise** erfolgten Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite und die **Möglichkeit** eines Vorrückens von Rumpfsomiten an ihre Stelle (l. c. pag. 94). Will man noch eine weitere Instanz als bestimmend für die Doctrin ansehen, so ist sie in dem Schwinden der hinteren Kiementaschen der Notidaniden zu suchen, das bei den übrigen Selachiern geschieht — was man auf pag. 96 noch besonders erwähnt findet.

Es ist natürlich Jedem freigestellt, diese Argumente so hoch oder so niedrig einzuschätzen, wie es ihm beliebt; über ihren durchaus hypothetischen Charakter kann aber um so weniger ein Zweifel bestehen, als GEGENBAUR selbst in den obigen Worten nur von »Annahme möglicher Vorgänge« spricht. Sie stehen und fallen mit den Anschauungen, die über die Stellung des *Amphioxus* zu den Cranioten gehegt werden — ja sie müssten sogar schon fallen, sobald etwa Anzeichen dafür gewonnen würden, dass der Kiemenkorb des *Amphioxus* eine nachträgliche Ausdehnung gewonnen, und die große Zahl seiner Kiemen ein relativ moderner Erwerb dieses abenteuerlichen Geschöpfes wäre, selbst wenn im Übrigen die herkömmlichen Anschauungen über die Abstammungsverhältnisse der Cranioten gegenüber *Amphioxus* bestehen bleiben könnten.

Um so befremdlicher muss es berühren, dass in der großen Monographie FÜRBRINGER's, welche der Ermittlung dieser Verhältnisse gewidmet ist, Anschauungen Ausdruck finden, die das Hypothetische jener GEGENBAUR'schen Doctrinen außer Acht setzen und mit ihnen wie mit feststehenden, erwiesenen Thatsachen operiren. Denn Solches scheint doch der Fall zu sein, wenn FÜRBRINGER auf pag. 439 seiner Monographie bei Besprechung der dorsalen Wurzeln der Occipitalnerven der Selachier das Folgende ausspricht:

»— Ich halte es für im höchsten Maße wahrscheinlich, dass in früher palingenetischer Vorzeit die spinalen Vorfahren der Occipitalnerven mit sensiblen Antheilen versehen waren, die sich indessen, von vorn beginnend, in dem Maße mehr zurückbildeten, als sie mehr und mehr in das Gebiet des Vagus drängten, und als das cutane System der Nn. glossopharyngeus und vagus (Rr. laterales) zu höherer Entfaltung gelangte. Den erwähnten embryologischen Befunden stehe ich jedoch hinsichtlich ihrer Beweisfähigkeit mit einiger Vorsicht gegenüber, vermisse bei ihnen auch, z. Th. wenigstens, die zweifel-

lose Ausscheidung sensibler Elemente des Vagus [?], wie ja auch einzelne Autoren gerade auf Grund ihrer ontogenetischen Untersuchungen nähere Beziehungen zwischen Vagus und Occipitalnerven (»ventraler Vaguswurzeln«) behaupten, und zwar, wenn die ontogenetische Beobachtung hierfür allein die entscheidende Instanz wäre, auch mit gutem Recht. Wie leicht aber die ontogenetischen Befunde gerade zur Annahme der Zusammengehörigkeit von Vagus und Occipitalnerven verleiten können, zeigen u. A. die an sich gewiss genauen Untersuchungen KILLIAN's, der in der Glossopharyngeus- und Vaguszone des embryonalen *Torpedo*-Schädels einheitliche, einen gemeinsamen Cölomraum umschließende Urwirbel fand, deren dorsaler Abschnitt die Myotome, deren ventraler die Seitenplatten hervorgehen ließ. Erstere werden von Occipitalnerven, letztere vom N. glossopharyngeus und vagus innervirt; also total heterogene, ursprünglich in longitudinaler Richtung weit aus einander gelegene und erst secundär näher zusammengerückte Nerven betheiligen sich ontogenetisch an der Versorgung des gleichen Urwirbels! Offenbar handelt es sich hier, die Richtigkeit der betreffenden Untersuchungen vorausgesetzt, um cänogenetische Verkürzungen, welche vor der sicheren Instanz [!!] der vergleichenden Anatomie nicht bestehen können und ohne sie bezüglich ihrer wahren palingenetischen Vorgeschichte nur zu Trugschlüssen führen.«

Ich wäre neugierig zu erfahren, wie FÜRBRINGER die von mir gesperrt gedruckten Behauptungen beweisen will. Woher weiß er, dass Vagus und Occipitalnerven ursprünglich in longitudinaler Richtung weit aus einander lagen und erst secundär näher zusammenrückten? Hat er für eine solche Behauptung andere Quellen als GEGENBAUR? War es nicht gerade die »sichere Instanz der vergleichenden Anatomie«, welche zuerst jene Nerven als »untere Vaguswurzeln« vom Hypoglossus unterscheiden lehrte, zu dessen vordersten Wurzeln sie gerechnet wurden? Und ward nicht gerade erst durch die Ontogenie nachgewiesen, dass auch diesen, damals als vorderste Hypoglossuselemente bekannten Nerven vorübergehend dorsale Wurzeln resp. Ganglienrudimente zukamen, wesshalb auch Schreiber dieser Zeilen, dem diese Ganglienrudimente längst bekannt waren, ehe in der Litteratur davon gesprochen ward, dieselben als nicht zum Vagus gehörig kennzeichnete? De facto ließen sich eben diese Ganglienrudimente dicht hinter der Vagusplatte in ihrem Entstehen und Vergehen beobachten — es bedurfte also keiner Vermuthungen oder

Annahmen, um ihre Unabhängigkeit vom Vagus festzustellen. Wenn ihre ventralen Wurzeln, nach Auflösung der Ganglienrudimente und nach dem caudalwärts fortschreitenden Wachsthum der ganzen Kiemenregion und damit der zugehörigen Vaguselemente, medial von diesen sich fanden, so war die Auffassung, in ihnen »untere Vaguswurzeln« zu sehen, so lange durchaus berechtigt, als jene ontogenetische Feststellung der ihnen ursprünglich zukommenden Spinalganglien nicht geschehen, und der Vagus als ein Multiplum mit Spinalnerven homodynamer Kopfnerven angesehen ward. Diese Lehre war von Gegenbaur in seinem grundlegenden Aufsatz über die Kopfnerven des *Hexanchus* begründet und bildete den Ausgangs- und den Angelpunkt der ganzen Reform der Wirbelthiermorphologie, welche ihm zugeschrieben wird. Als aber die Ontogenie Verschiedenheiten in der Entstehungsweise zwischen Kopfganglien und Spinalganglien nachwies (Froriep und Beard), und als sich Differenzen zwischen den dorsalen Kopfnerven und den dorsalen Spinalganglien in ihrer Lagerung zu den Myotomen des Kopfes durch ontogenetische Untersuchungen herausstellten, da fing die auf vergleichend-anatomischer Basis beruhende Lehre von der Homodynamie der Kopfnerven mit den Spinalnerven an, durchlöchert zu werden, was auch Gegenbaur auf pag. 104 seines oben citirten Aufsatzes aus dem Jahre 1887 mit den Worten aussprach, er habe die Annahme einer »völligen Homodynamie« beider Nervenkategorien verlassen. Wenn aber die Homodynamie nicht mehr völlig war, so hätte festgestellt werden müssen, worin sie mangelhaft geworden, und ob dieser Mangel einen umgestaltenden Einfluss auf die Lehren ausüben konnte, welche auf die völlige Homodynamie gebaut und gegründet waren. Darauf hatten schon Froriep und Ahlborn mit Bestimmtheit hingewiesen, und wenn ich mich ihnen damals noch nicht anschloss, so waren es doch ähnliche Erwägungen, welche mich veranlassten, die genaueren Vorgänge der ontogenetischen Entstehung und Differenzirung des gesammten peripherischen Nervensystems in den Bereich meiner Aufgabe zu ziehen; die 16. und 17. Studie verdanken ihnen im Wesentlichen ihren Ursprung. Freilich gewann dabei zunächst der rein histogenetische Gesichtspunkt die Oberhand; aber ich behielt die morphologischen Vorgänge durchaus im Auge, verlegte indessen ihre Darstellung auf spätere Zeit, was ich auch in der 17. Studie auf pag. 259 ausdrücklich hervorhob. Immerhin wird ein aufmerksamer Leser an mehr als einer Stelle Beobachtungen erwähnt finden,

die sich auf morphologisch wichtige Vorgänge beziehen, auf deren Bedeutung verwiesen, deren zukünftige Erörterung vorbehalten ward. Als solche Stellen erwähne ich hier die Erörterungen auf pagg. 266, 268, 272, 274, 296 u. a. a. O. Nach mir nahm ein anderer Forscher diese Untersuchungen auf: Kupffer, und bewies an den Embryonen von *Ammocoetes*, dass die Kopfganglien durch eine doppelte, seitliche, ectodermale Anlage zu Stande kämen, sich dadurch also wesentlich von den Spinalganglien unterschieden. Die Kupffer'schen Angaben sind zwar von Fürbringer an mehr als einer Stelle seiner großen Monographie ausführlich berücksichtigt, aber es scheint, dass es Fürbringer nicht in den Sinn gekommen ist, der Nachweis, dass die Kopfganglien ihre Hauptbestandtheile in anderer Weise als die Spinalganglien erhielten, könnte auf die Frage nach dem Verbleib der als »reduzirt« angenommenen, hinteren Kopfsomite einen wesentlichen Einfluss ausüben, resp. als Argument gegen das »Aufrücken« der vordersten Kopfsomite in die »freigewordenen« Kopfbezirke Verwendung finden. Wohl aber stoßen wir in der letzten großen Publication Gegenbaur's (Vgl. Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. 1898 pag. 794) auf eine halbwegs einschlägige Discussion, die wenigstens auf die neu geschaffene Sachlage eingeht. Es heißt dort über die Kupffer'sche Entdeckung, der zufolge an den Kopfnerven neben den Branchialganglien und Nerven noch eigentliche Spinalnerven sich finden: »dass ein Spinalnerv und ein Branchialnerv einer und derselben Örtlichkeit (der Wurzelleiste) entspringen, deutet entschieden auf einen cänogenetischen Zustand. Bei den übrigen Cranioten sind die Branchialnerven Hirnnerven, welche niemals mit Spinalnerven in gemeinsamem Ursprunge gefunden worden sind, eben so wenig wie ein solcher auf den Petromyzonbefund bezogen werden kann. Wie sich das lösen wird, mag abzuwarten sein. Zu einer Grundlage für die Beurtheilung der Vertebratennerven bietet jene dargestellte Thatsache zu wenig Sicherheit.«

Hieran knüpft Gegenbaur noch die weitere, höchst charakteristische Bemerkung: »wie oft ontogenetische Ergebnisse sich dem Verständnisse entziehen, lehren auch die Beziehungen des Austrittes der Gehirnnerven zu den Mesodermsegmenten (Somiten), worüber sehr schwankende Angaben bestehen, welche die letzteren als numerisch sehr variirende Bildungen erscheinen lassen. Mir scheint hier der Fall vorzuliegen, dass eine embryologische Thatsache in ihrer Abweichung von dem definitiven Zustande erst selbst zu erklären ist, bevor sie zur Erklärung anderer Zustände als Ausgangs-

punkt dienen kann.« Diese Bemerkung macht zunächst die Frage nöthig, von welchem »definitiven Zustande« gesprochen wird? Von dem Zustande des erwachsenen *Ammocoetes?* Gewiss ist die von KUPFFER entdeckte Thatsache des Zusammenhanges eines spinalartig gebildeten Nerven mit einem Kiemennerven mit den herkömmlichen Anschauungen schwer zu vereinigen — sollten aber nicht, nach genauer Ermittelung des Thatbestandes, zunächst die Anschauungen als das modificirbare Element in Anspruch genommen werden? Oder sind sie ein unantastbarer Besitz der Wissenschaft? Dass bis zu KUPFFER's Entdeckung spinalartige Nerven mit Branchialnerven noch »niemals« in gemeinsamem Ursprunge gefunden wurden, kann zugegeben werden — aber die nun von mir aufgedeckten Verhältnisse der Vagusspinalganglien bei den Embryonen von *Torpedo ocellata* (s. oben pag. 40 ff. u. 88 ff.) sowie die merkwürdigen Nerven, welche von der Glossopharyngeus-Vagusplatte abgehen und in die daneben resp. darunter liegenden Myotome sich begeben (s. oben pag. 102), beweisen, dass solche Verbindungen auch bei Selachiern vorkommen und nöthigen auf das bestimmteste dazu, auch den Befund bei *Ammocoetes* nicht mit der eben so bequemen, wie irreführenden Bemerkung »es handle sich um cänogenetische Zustände« bei Seite zu schieben. Wir werden im Gegentheil zu der Einsicht gelangen, dass es sich dabei um durchaus palingenetische Zustände handelt, die allerdings mit den auf vergleichend-anatomischer Basis beruhenden Lehren auf das schroffste collidiren und desshalb den Ausgangspunkt gründlicher Reformen eben dieser Anschauungen abgeben dürften, wobei denn vor allen Dingen nicht vergessen werden darf, dass dieselben, wie ich oben mit GEGENBAUR's eigenen Worten hervorhob, nur auf einer »Annahme möglicher Weise stattgehabter Vorgänge« beruhen, nicht aber auf Resultaten directer Beobachtung, die, GEGENBAUR zufolge, nicht möglich war.

Das Vorhandensein spinalartiger Nerven und Ganglien, welche von der Vagusplatte herstammen und serial mit den Nerven und Ganglien der auf den Vagus dicht folgenden Occipitalnerven sowohl in dem örtlichen als zeitlichen Auftreten durchaus übereinstimmen, lässt aber die Natur der Somite, welche bei *Torpedo* medial von der Vagusplatte sich finden, noch klarer hervortreten. Wir sahen oben (pag. 29 ff.), dass die FÜRBRINGER-BRAUS'sche Bezeichnungsweise der Occipitalsomite, welche ursprünglich auf *Heptanchus* resp. *Spinax* gegründet ward, in ihrer Anwendung auf *Torpedo* zu Incongruenzen führte, da vom Ende der Vagusplatte bis zum Glossopharyngeus bei

letzterem nahezu sechs Somite sich finden, während bei *Spinax*, wie auch bei *Mustelus* und *Heptanchus* nur zwei, höchstens zwei bis drei zu rechnen sind. Das Vorkommen besonderer Ganglienreste an den hintersten dieser eigentlichen Vagussomite von *Torpedo* verleiht ihnen nun noch größeren Anspruch auf primitive Selbständigkeit und macht die Frage unabweisbar, ob denn diesen Somiten, deren dorsale Abschnitte vollständig vorliegen, welche sogar noch ihre besonderen Ganglien aufweisen — ob diesen keine ventralen Abschnitte zukommen? Es war doch gerade durch Gegenbaur der stärkste Nachdruck darauf gelegt worden, dass dem ersten Somit der Reihe, dem Mandibularsegmente, sein ventraler Abschnitt, die Adductor-Mandibulae-Muskulatur, uranfänglich zukäme, zumal da ja ihre Höhlen von Anfang an in Zusammenhang stehen und nur nachträglich von einander getrennt werden. Es ist eben so sicher, dass den Rumpfsomiten uranfänglich ein Stück der Seitenplatten zukommt, und dass die Metamerisation derselben, wenn nicht auf andere Weise, so doch durch die Nierenbildung auf das klarste nachgewiesen werden kann. Dass also jedem einmal angelegten Somit bei den Cranioten — denn bei *Amphioxus* ist es ja nach dem Zeugnis gerade der vergleichenden Anatomie ganz anders in Folge der Bildung der Peribranchialhöhle! — sein zugehöriger Abschnitt der Seitenplatten zukommt, wird wohl von keiner Seite bestritten werden. Dass also auch den Somiten *u*, *t*, *s*, *r*, *q* und *p*, die sich bei *Torpedo* als medial von der Glossopharyngeus-Vagusplatte gelegen beobachten lassen, entsprechende Abschnitte der Seitenplatten zugehören, wäre eine a priori anzunehmende Nothwendigkeit, die sich auch mit Leichtigkeit a posteriori durch Beobachtung der frühesten Embryonalstadien feststellen lässt und von mir bereits im Jahre 1890 (15. Studie Taf. 1 Fig. 2—4) und eben so von Killian festgestellt worden ist. Aus eben den Seitenplattenabschnitten der oben genannten Somite *u*—*p* gehen nun aber de facto die Visceralhöhlen und die aus ihnen entstehende Muskulatur mit Einschluss des Trapezius hervor — sie werden von Seitenhornfasern des Glossopharyngeus und Vagus innervirt, der Trapezius sogar von Fasern, welche mit dem Accessorius zu homologisiren sind, während für die zugehörigen Myotome rudimentäre ventrale Wurzeln bis *u* und *t* gefunden werden, *s* oder *r* aber Spinalganglienreste oder Nerven aus der Ganglienleiste empfangen — und nun soll gerade diese, örtlich und zeitlich zusammenfallende Innervation der Occipitalmetameren durch branchiale und spinale Nerven den Beweis liefern, dass die dorsalen Theile

der Occipitalmetameren und die gleichzeitig mit ihnen sich anlegenden, ventralen Abschnitte primär nicht zusammengehören, vielmehr »durch cänogenetische Verkürzung« erst mit einander in örtliche Berührung gekommen seien?

Die oben mitgetheilten Aussprüche sind indessen so emphatisch, dass man zumal bei einem Forscher, wie Fürbringer, der so oft und so nachdrücklich den Werth vorsichtiger Zurückhaltung und mühseligen Erforschens thatsächlicher Grundlagen hervorhebt, nicht zweifeln darf, es handle sich für ihn um sichere, feststehende Ergebnisse vergleichend-anatomischer Forschung, an deren ausschlaggebender Bedeutung um so weniger zu zweifeln sei, als er auch auf pag. 692 seiner Monographie, bei Gelegenheit von Betrachtungen über Visceralbogen und Visceralhöhlen, bemerkt: »— An dem *Torpedo*-Embryo fehlen über die Visceralhöhlen noch abschließende Untersuchungen; was Killian darüber mittheilt, ergiebt weniger als die eben erwähnten Befunde von *Acanthias*; im prämandibularen Gebiete wurde nichts gefunden, im mandibularen auf Grund von noch unabgeschlossenen Beobachtungen die Anlage von zwei Visceralhöhlen behauptet (ein Befund, der auch anders gedeutet werden kann), im hyoidalen und den folgenden Branchiomeren nur je eine viscerale Höhle gesehen; zugleich geht aber aus der auch für die Occipitalzone beschriebenen Kommunikation der Branchialhöhlen mit den Somithöhlen (welche zu ursprünglich ganz verschiedenen Metameren gehören, die ersteren zum paläocranialen, die letzteren zum spinalen Gebiete) die völlig cänogenetische, nur zu Täuschungen Veranlassung gebende Natur dieser Beobachtungen hervor.«

Damit man aber ja nicht glaube, Fürbringer sei sich über die Tragweite dieser Behauptungen nicht klar geworden, will ich eine dritte Stelle wörtlich citiren, in der die ganze Frage noch mehr detaillirt wird (l. c. pag. 572). Aus Anlass des M. subspinalis heißt es:

»Mit den morphologischen Ergebnissen, betreffend den Subspinalis, harmoniren die bisherigen ontogenetischen Untersuchungen. Wenn dieselben auch, mit Ausnahme einiger mehr allgemein gehaltenen Angaben Dohrn's, nicht eigentlich auf den Subspinalis oder die epibranchiale spinale Muskulatur, sondern nur auf die Anfänge der Seitenrumpfmuskulatur gerichtet sind, so wird doch von den Autoren . . . . . angegeben, dass diese Anfänge bei *Acanthias*, *Pristiurus* und *Scyllium* aus den letzten vier bis fünf Kopfsomiten sich herausbilden, dass somit die Embryonen der genannten Selachier die gleiche Zahl von Myomeren wenigstens zur Anlage bringen,

welche die Notidaniden zeitlebens behalten. In diesem Stück leistet somit die Ontogenie mehr als in der embryologischen Untersuchung der Occipitalnerven [?], wo sie bisher bei den pentanchen Haien nur drei erwiesen hat. Nach VAN WIJHE und HOFFMANN ist das erste der hier in Frage kommenden vier Kopfsomite das sechste, während das dritte den Rectus externus hervorgehen lasse; zwischen ihnen liegen somit das vierte und fünfte Somit, aus welchen sich keine Muskeln bilden. Da das sechste Somit dem Occipitalnerven *a* entspricht, so würde das fünfte zu dem bei *Hexanchus* und *Heptanchus* wirklich vorhandenen Occipitalnerven *c* gehören, viertes und drittes dagegen zu den — Mangels ontogenetischer Untersuchungen an Notidaniden — bisher noch nicht gefundenen, aber aus vergleichend-morphologischen Gründen wahrscheinlich gemachten Occipitalnerven *u* und *t*. Das dritte Kopfsomit der genannten Embryologen wird sonach aus vergleichend-anatomischen Gründen durch einen — ursprünglich im segmentalen Niveau des Vagusgebietes, wenn nicht hinter demselben befindlichen — Occipitalnerven, auf Grund der ontogenetischen Befunde durch den zwischen Trigeminus und Facialis liegenden Abducens innervirt! Hier liegt eine Discrepanz zwischen vergleichend-morphologischer und descriptiv-ontogenetischer Untersuchung vor, wie sie größer nicht leicht gedacht werden kann. [Allerdings! Obwohl im vorliegenden Falle die vergleichende Morphologie sich zur Zeit noch mit bloßen Schlüssen begnügen muss, die descriptive Ontogenie aber über gesicherte (wenn auch nicht allenthalben anerkannte, vgl. z. B. RABL 1889 pag. 320 f., 1892 pag. 133) Untersuchungsbefunde zu verfügen glaubt, stehe ich doch nicht an, den ersteren die größere Zukunft zu geben. Wieder zeigt hier der specielle ontogenetische Befund ganz ungemeine Verkürzungen und Zusammenschiebungen [!?], welche die wirkliche, erst auf dem mühseligen Wege vorsichtiger morphologischer Vergleichung zu erschließende Vorgeschichte kaum ahnen lassen und nur geeignet sind, zu Täuschungen Anlass zu geben.«

Der Astrolog im Faust sagt: »wer Wunder hofft, der stärke seinen Glauben!« Das hat aber FÜRBRINGER offenbar nicht nöthig — sein Glaube ist allen Ereignissen nicht nur gewachsen, sondern überlegen. Die Ontogenie kann beobachten, was sie will — das stört ihn nicht in seinem Glauben: harmonirt sie nicht in ihren Ergebnissen mit den »Schlüssen, die auf dem mühseligen Wege vorsichtiger morphologischer Vergleichung gewonnen werden«, so wird sogleich an die stets bereite »Cänogenie« appellirt, es werden Ver-

schiebungen, Verkürzungen, zeitliche und örtliche, angenommen — es wird aber bei Leibe nicht daran gezweifelt, ob die »sichere Führerin« die »Vergleichung«, nicht etwa auf dem Holzwege sei oder sich in eine Sackgasse verrannt habe[1]!

Bis zu welcher Höhe, aber der »Glaube« an »cänogenetische« Verschiebungen bei FÜRBRINGER sich entwickelt hat, das lernt man erst ganz würdigen, wenn man seine Auseinandersetzungen über den

[1] Wie eingewurzelt aber die Vorstellung ist, dass in sehr beträchtlichem Umfange zwischen Kopf und Rumpf Somite ausgefallen seien, und wie fest die Überzeugung FÜRBRINGER's von dem »Vorrücken von Rumpfsegmenten in den Kopfbereich« steht, ergiebt auch seine Auffassung des Nervus accessorius Willisii. Auf pag. 551 ff. fasst er zusammen, was seine Forschungen über diesen Nerven ergeben haben, und schließt mit den Worten (pag. 553): »Man hat danach das Recht, anzunehmen, erstens, dass bei den frühen Vorfahren von *Hexanchus* (und überhaupt der Haie) das Gehirn mit einer sehr langen, einem mehrfachen Multiplum von metamerisch angeordneten cerebralen Nervenkernen vergleichbaren, motorischen Urprungssäule des Vago-Accessorius abschloss, und dass erst darauf das Rückenmark mit den motorischen Ursprungskernen der damals noch durch spinale Nerven repräsentirten Occipitalnerven des jetzt lebenden *Hexanchus* folgte; zweitens, dass von da ab die Vorwanderung dieser spinalen Nerven und die Überkreuzung des Vago-Accessorius sich anschloss.«

Wir können aus diesen Worten erschließen, wie viele Segmente, nach FÜRBRINGER'schen Anschauungen, im Minimum ausgefallen sein müssen. Der Accessorius greift nach seiner eigenen Darstellung bei *Hexanchus* bis auf die Höhe des Somits *w* oder *x* zurück. Also bis dahin reichte das »mehrfache Multiplum« metamerisch angeordneter cerebraler Nervenkerne. Diese Strecke entspricht heute etwa 8—10 Metameren. Eingewandert in den Kopfbereich oder vorgerückt wären aber eben so viele Rumpfsegmente, also mit denjenigen, welche bei *Torpedo* bis an die Ohrblase angelegt, aber nicht einmal mehr im Embryo erhalten werden, beinahe ein Dutzend! Wie aber die Metameren ausgesehen haben können, welche zu dem »mehrfachen Multiplum« von cerebralen Nervenkernen ursprünglich gehörten, bleibt räthselhaft; denn Myotome mit ventralen Spinalnerven können sie nicht gehabt haben, sonst wären sie ja eben doch Rumpfsegmente gewesen, und wir wären auf dem alten Fleck. Wenn sie aber Kiemenspalten bildeten, so müssen sie auch zugehörige Kiemenmuskeln gehabt haben — wo die aber herkamen, bleibt wieder räthselhaft: sind doch die Kiemenmuskeln die ventralen Theile der Somite, deren dorsale eben die Myotome bilden. Was die »mehrfachen Multipla« metamerisch angeordneter cerebraler Nervenkerne zwischen Vagus und vordersten Spinalnerven also zu thun hatten, ist ein Geheimnis FÜRBRINGER's, für welches er auf den cänogenetischen Deus ex machina angewiesen bleibt. Wie weit in Wirklichkeit von einer Überkreuzung des Accessorius, resp. Vorwanderung von Spinalnerven geredet werden kann und in welchem, vom FÜRBRINGER'schen sehr verschiedenen Sinne, kann erst im Zusammenhang mit Darlegungen über die Natur des M. trapezius und des Pericards gezeigt werden, an die ich indess, wie ich schon oben bemerkt, zunächst gar nicht rühre.

N. trochlearis und den M. obliquus superior liest. Zur Kennzeichnung dieser modernsten »Methode« der vergleichenden Anatomie, unqueme Ergebnisse der Ontogenie bei Seite zu schieben, seien dieselben hier wörtlich beigebracht. Es heißt auf pag. 681:

»— Ganz abweichend, nicht allein von den anderen ventralen, sondern überhaupt von allen Nerven des Körpers, verhält sich der Trochlearis, der unter completer Kreuzung mit seinem antimeren Partner in ultradorsalem Verlaufe auf die andere Seite übertritt und erst dort zu seinem Muskel (Obliquus superior) geht. Von den oben (hier nicht wiederholten) mitgetheilten Erklärungsversuchen für diesen abweichenden Verlauf scheint mir der von His gegebene das eigentliche Problem in seiner tieferen causalen Bedeutung gar nicht zu treffen; dessgleichen halte ich den von van Wijhe mitgetheilten, ganz abgesehen davon, dass er auf falschen, Hyrtl und Heitzmann entlehnten Grundlagen ruht, sowie den eine successive Umbildung aus einem sensiblen in einen motorischen Nerven postulirenden, weder für die Erklärung ausreichend, noch überhaupt annehmbar. Dagegen erblicke ich in dem von Hoffmann ausgesprochenen Gedanken, wenn ich ihm auch in der specielleren Durchführung nicht folgen kann, doch den Ausblick in die rechte Gegend. Ich bin geneigt, den M. obliquus superior von einem alten dorsalen Muskel[1] abzuleiten, der ursprünglich mit dem ihm benachbarten Muskel der Gegenseite für die Bewegung des Parietalauges (dessen langer Nerv die frühere Beweglichkeit noch jetzt andeutet [?]) bestimmt war[2] und mit der secundären Rückbildung desselben und der höheren Ausbildung der paarigen Augen neue aberrative Muskelelemente (bei gleichzeitigem successiven Schwund der alten, dem parietalen Auge zugehörigen) hervorgehen ließ, welche unter Kreuzung und dorsaler antimerer Überwanderung [!!] sich ganz in den Dienst der bleibenden Augen der Gegenseite stellten, somit eine Muskelwanderung zu statuiren, welche noch jetzt aus der als peripher zu beurtheilenden

[1] »Dass diese dorsale Lage keinen Gegengrund gegen die Ableitung aus einem Somite bildet, braucht nicht besonders betont zu werden.«

[2] »Ich bin also der Ansicht, dass auch der Stammvater des M. obliquus superior ein an den Bulbus des Parietalauges gehender Muskel war, und unterscheide mich darin von Hoffmann, der den N. trochlearis die Schutzorgane [welche, ist nicht ausgeführt] des Parietalauges versorgen ließ.«

Kreuzung der beiden Nn. trochleares[1] abgelesen werden kann, auch für die auffallend späte [?] ontogenetische Ausbildung des M. obliquus superior und N. trochlearis, dessen primitives Verhalten (Deiters, Golgi) und die großen Schwierigkeiten, mit denen gerade hier die embryologische Untersuchung zu kämpfen hat, eine gewisse Illustration abgiebt. Selbstverständlich will dieser Versuch der Erklärung nur eine Idee, ein Programm für künftige Untersuchungen sein; doch glaube ich, dass diese mit der Thatsache der peripherischen Überkreuzung der beiden Nn. trochleares und der Ausbildung der Mm. obliqui superiores aus dem somitischen Material der Gegenseite zu rechnen haben werden.« Über dasselbe Thema heißt es weiter auf pag. 704:

»Der Oculomotorius gilt allgemein als der erste, der Trochlearis als der zweite, der Abducens als der dritte Augenmuskelnerv. Auf Grund der Beobachtungen van Wijhe's und seiner Nachfolger werden ihre Muskeln von drei auf einander folgenden Somiten derselben Körperseite abgeleitet. Überhaupt besteht, so weit ich sehe, bei keinem Embryologen Zweifel, dass alle diese Muskeln der gleichen Körperhälfte entstammen. Wie ich oben ausgeführt, kann ich hier nicht folgen, indem der Verlauf des N. trochlearis mir zeigt, dass sein Muskel der entgegengesetzten Körperhälfte entstammt und von dem dorsalen Bereiche derselben successive in das antimere laterale Gebiet eingewandert ist [!!!]. Wenn der rechtsseitige M. obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Materiale der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenie; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken M. obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten. Zugleich stellt er sich als dorsal vom Bulbus befindlicher (suprabulbärer) Muskel den übrigen, ursprünglich ventral davon liegenden (infrabulbären)

---

[1] Dass es sich bei der Trochleariskreuzung nicht um eine centrale, durch antimere Verschiebung der Ursprungskerne zu Stande gekommene, sondern um eine peripherische, durch peripherische Einflüsse bedingte, Kreuzung handelt, geht aus der ganzen Anordnung derselben deutlich [??] hervor. Hoffmann thut dieser Kreuzung keine Erwähnung. Martin . . . lässt den N. trochlearis zuerst in der Hauptsache ungekreuzt entspringen; nur ein kleiner Theil seiner Fasern komme aus der entgegengesetzten Seite, später würden die ungekreuzten Fasern verdeckt. Danach scheint es, als ob Martin eine centrale Kreuzung (die ich nicht acceptiren kann) annimmt.«

Muskeln des Auges gegenüber; wahrscheinlich ist er, wie bereits erwähnt, Abkömmling einer alten dorsalen Aberration an das parietale Auge, während die andern Muskeln nur an den paarigen Augen aberriren, zunächst an der Ventralfläche derselben, danach aber um den ganzen Bulbus herumgreifen. Ob der M. obliquus superior dabei aus einem kompleten, ursprünglich zwischen den Myotomen des Oculomotorius und Abducens gelegenen Myomer hervorgegangen ist, oder ob er nur dem dorsalen Theile eines solchen entstammt, kann ich nicht sagen. Wohl aber möchte ich behaupten, dass die Myotome der beiden letztgenannten Nerven, wenn sie nicht schon von Anfang directen Anschluss an einander hatten, denselben im ventralen Gebiet bald gewannen[1].

In der That, wenn FÜRBRINGER es für möglich hält, dass »cänogenetische Einflüsse« das Zellmaterial, aus dem der M. obliquus superior der rechten Körperhälfte entsteht, aus der linken Mesodermanlage, das der linken aber aus der rechten herübergeschafft haben, dann muss es ihm auch eine Kleinigkeit sein, das Material der Seitenplatten der Occipitalsomite nicht von denselben Metameren herzuleiten, deren Myotome von Anfang an im Embryo dorsal von diesen Seitenplatten liegen und mit ihrem Zellmaterial in Contact stehen, sondern von irgend welchen anderen, davor, dahinter oder irgend wo sonst gelegenen Theilen des Embryos herbeizuschaffen — dann haben weder KILLIAN's noch irgend welche anderen factischen Beobachtungen des ontogenetischen Geschehens die geringste Beweiskraft, und die »vorsichtige morphologische Vergleichung auf ihren mühseligen Wegen« reicht vollkommen hin, die Arbeit allein zu machen.

Um so weniger aber wird FÜRBRINGER es mir verübeln, der ich ja mit diesen mühseligen Wegen der morphologischen Vergleichung nicht so vertraut bin, wie er, wenn ich ihm einige Fragen und Zweifel vorlege, die meinem nur ontogenetisch geschulten Auge sich darbieten, von dem vergleichend morphologischen Standpunkte aus aber gewiss spielend gelöst werden. Es wird FÜRBRINGER sicherlich nur angenehm sein, eine so vortreffliche Gelegenheit zu haben, die Überlegenheit der vergleichenden Morphologie über die descriptive

[1] »Selbstverständlich schließt das nicht aus, dass sich die von der anderen Seite übergewanderte Anlage des M. obliquus superior von oben her secundär zwischen diese beiden Myotome einschiebt und so cänogenetisch eine Aufeinanderfolge der Myomeren des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens zur Anschauung bringt«.

Ontogenie zu erweisen, zumal da er auf pag. 712 seiner großen Monographie die folgenden schönen und erhebenden Worte ausspricht:

»Der vernünftige Forscher wird nicht zügellos und führerlos in die Ferne irren, sondern wird sich den beiden Führerinnen, der vergleichenden Morphologie und der Ontogenie, anvertrauen. Und wenn auch das, was letztere, die jüngere Schwester bisher auf diesem Gebiete dargeboten, selbst hinsichtlich der rein thatsächlichen Grundlagen, noch ein Wirrwarr von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben bildet, wenn auch die am meisten gesicherten Untersuchungsbefunde der besten embryologischen Arbeiter an sich für die Lösung höherer und weitergreifender phylogenetischer Probleme nicht ausreichen, so findet er bei der älteren, auf mehr gesicherter Basis stehenden, tiefer und weiter blickenden Schwester den rechten Gradmesser für den Werth der einzelnen ontogenetischen Ergebnisse, die sichtende Hand zwischen dem, was als cänogenetisch auszuscheiden, und dem, was als palingenetisch für die Phylogenese zu verwerthen ist. So wird die vergleichende Morphologie sowohl durch die von ihr zu Tage gebrachten Funde, wie durch ihre kritische Thätigkeit zum wahren Lichtträger, so gewinnt auch die Ontogenie durch sie nur Förderung und Bereicherung, und es erscheint mir gar nicht zweifelhaft, dass kein weiter blickender Embryologe sich der Einsicht von der Unentbehrlichkeit der vergleichenden Morphologie für die ontogenetische und phylogenetische Forschung verschließen kann. So, von beiden Führerinnen geleitet, mag der Arbeiter den Ausflug wagen, getrost, aber selbstverständlich mit jener Bescheidenheit, welche der Einzelne stets den großen, die Arbeiten ganzer Generationen erfordernden Aufgaben entgegenbringen muss. — —«

Die Fragen nun, welche ich »der tiefer und weiter blickenden Schwester«, oder Fürbringer, der für sie mit der eben gerühmten Bescheidenheit das Wort führt, vorlegen möchte, sind die folgenden:

1) Wann, in welchem phylogenetischen Stadium der Vorfahrenentwicklung der Wirbelthiere soll die Bildung des Parietalauges stattgefunden haben, zu dessen Bewegung die Mm. obliqui superiores ursprünglich bestimmt gewesen sind? So weit ontogenetische Nachrichten bisher noch als beweiskräftig angesehen wurden, kann dies unpaare Parietalauge erst entstanden sein, als das Centralnervensystem, das ja nach Fürbringer (l. c. pag. 713) sich als eine dorso-mediane Platte anlegte und dann zu einer Rinne vertiefte, sich zu einem vom ectodermalen Integument geschützten Nerven-

rohre geschlossen hatte. Dass dies parietale Auge bei denjenigen Cranioten, bei denen es überhaupt gefunden wird, vergleichsweise spät aus der dorsalen Verschlussplatte des Medullarrohres sich hervorbildet, mag ja wiederum auf »cänogenetischen Hemmungseinflüssen« beruhen — aber es ist nicht leicht zu begreifen, wie das unpaare Parietalauge vorhanden sein sollte, ehe es zur Bildung des Medullarrohres gekommen war.

2) Wie sollen wir uns die Anlage und die Disposition des Mesoderms, speciell der muskelbildenden Theile desselben, am Kopfe vorstellen, als die Medullarplatten bei den auch von FÜRBRINGER so vorausgesetzten Vorfahren der Wirbelthiere noch nicht geschlossen und zum Rohre umgebildet waren? Nach ihm lagen damals unter der dorso-medianen Medullarplatte die unpaare Chorda und zwei paarige, zu beiden Seiten derselben gelegene mesodermale Platten, welche die primordialen Anlagen des Stütz-, Muskel-, Urogenital- und Gefäßsystems darstellten (l. c. pag. 713). Wo lagen damals diejenigen Somite, aus deren Umwandlung die Elemente des M. obliquus superior und der gesammten späteren Mandibularhöhle, also der ganzen Kaumuskulatur etc., hervorgingen? Griffen sie vielleicht seitlich um die offene, in ihrer ganzen Breite daliegende Medullarplatte von beiden Seiten herum und begegneten sich zwischen Medullarplatte und Ectoderm dorsal? Oder schoben sie sich zwischen der Medullarplatte und Chorda resp. dem Darm von einer Seite zur anderen durch?

3) Wenn wir heute den Trochlearis, nach FÜRBRINGER, von seiner dorsal — also, ehe das Rohr als solches bestand, natürlich lateral — gelegenen Ursprungsstelle auf der einen Seite auf die andere Seite mit seinen Fasern hinübergehen sehen, so liegt die Frage nahe, ob der Trochlearis schon als Nerv bestand, als das Centralnervensystem noch eine dorso-mediane Platte und kein Rohr war. Wo und wie verlief er damals? Wie erreichte er den nach FÜRBRINGER's Anschauungen noch nicht in das andere Antimer übergewanderten Vorfahren des M. obliquus superior? Verlief er lateral-ventral von der Medullarplatte, wie die übrigen Nerven, um zu seinem Muskel zu gelangen, oder war er damals schon dorsal gerichtet? und wo traf er dann sein Endorgan, den Vorfahren des Obliquus superior?

4) Wie sollen wir uns die »cänogenetischen Einflüsse« vorstellen, die schließlich dazu geführt haben, dass Muskelfasern eines Antimers auf das andere überwandern? Wesshalb konnten sie nicht auf der ursprünglichen Seite bleiben? Selbst wenn sie wirklich

das dorsale Parietalauge zu bewegen hatten, ist es schwer zu begreifen, wesshalb sie sich in solcher Weise auf die Wanderschaft begaben. Wir kennen eine Menge Muskeln — z. B. alle die Muskeln der unpaaren Rückenflosse, welche so dorsal als möglich gerückt sind — aber von keinem einzigen wird berichtet, dass er ursprünglich aus dem anderen Antimer herstamme. Gewiss giebt es an den ausgewachsenen Thieren mancherlei Bildungen, welche auf der Mittellinie oder Mittelebene einander berühren und verschmelzen, ja wohl auch scheinbar unpaar werden. Aber meist können wir beim Verfolgen ihrer Entwicklung nachweisen, dass sie von beiden Seiten gleichmäßig nach der Mitte strebten und erst nachträglich sich verbanden. Wesshalb aber die Vorfahren des Obliquus superior mitsammt denen des Trochlearis es vortheilhafter gefunden haben sollten, von dem einen Antimer auf das andere überzugehen, also ein Chassez-croisez in optima forma vorzunehmen, das — ich wiederhole es — bleibt dem beschränkten Unterthanenverstande des descriptiven Ontogenetikers verschlossen und muss von den regierenden Behörden der vergleichenden Morphologie klargestellt werden. Fürbringer muss es wissen, denn sonst könnte er nicht kurz und bündig decretirt haben: »Wenn der rechtsseitige Obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Materiale der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenese; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken Obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten.«

Diese vier Fragen erwarte ich von Fürbringer beantwortet zu sehen, will er die Prätensionen rechtfertigen, die er als Vertreter der vergleichenden Anatomie — nicht Morphologie, wie er es zu nennen beliebt: Morphologen sind, ich wiederhole es, die Ontogenetiker auch, sogar vergleichende Morphologen — den Ontogenetikern gegenüber auf Schritt und Tritt in seiner großen Monographie erhebt.

Was nun in Wirklichkeit die Ontogenie über Ursprung und morphologische Bedeutung des Trochlearis und seines Muskels zu sagen hat, weiß ich jetzt, nach eingehendsten, vergleichenden Untersuchungen sehr viel genauer, als vor zehn Jahren, da ich zum letzten Male über diese Probleme das Wort nahm, und kann Fürbringer versichern, dass von seiner wunderbaren Doctrin des »Überwanderns aus einem Antimer in das andere« und von der »peripherischen« Kreuzung des Trochlearis selbstverständlich keine Rede sein kann,

dass also der Versuch, auch hier einen eben so unmöglichen wie völlig überflüssigen »cänogenetischen Vorgang« zu construiren, gänzlich verunglückt. Die eingehende Darlegung dieser neuen Resultate behalte ich mir für meine nächste Publication vor, welche sich mit dem Vorderkopf und in ganz besonderer Weise mit der Muskulatur des Auges und ihrem Zustandekommen beschäftigen wird; hier sei nur so viel angegeben, dass ich im Wesentlichen FRORIEP's Angaben über das Hervorgehen des Trochlearis aus isolirten Elementen der Ganglienleiste durchaus bestätigen kann: er wächst von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hinein und greift dabei in die Zellen des anderen Antimers hinüber, wodurch eben, wie MARTIN ganz richtig bemerkt, eine centrale Kreuzung seiner Fasern entsteht. Der Obliquus superior seinerseits geht aus der vordersten Partie der lateralen Wandungen der Mandibularhöhle hervor, die um so weniger aus dem anderen Antimer herrühren kann, als die dazu gehörigen mittleren Abschnitte derselben Somite in die Bildung des M. rectus externus aufgehen, welche, wie ich schon oben pag. 208 bemerkte, den vordersten Abschnitt eben dieses Muskels bilden. Ursprünglich gehören die vorderste Partie des Rectus externus und der Obliquus superior zusammen, als Theile zweier Somite der Mandibularhöhle, deren übrige Abschnitte u. A. auch in die Bildung des Adductor mandibulae aufgehen. Die dorsale »Wanderung« des Obliquus superior ist ein späterer Vorgang, der allmählich sogar in ein frontal-rostrales Wandern über den Bulbus hinaus übergeht. Diese Verhältnisse sind aber äußerst complicirt und können in ausreichender Weise hier nicht dargestellt werden.

So wenig thatsächlicher Hintergrund also für die zuversichtliche Behauptung FÜRBRINGER's von cänogenetischen Vorgängen in der Bildung des Obliquus superior und des Trochlearis existirt, so wenig gerechtfertigt ist auch die Annahme cänogenetischer Verkürzungen und cänogenetischen Verschiebens in der Occipitalgegend in dem Umfange und mit den Wirkungen, wie sie ursprünglich von GEGENBAUR und im Anschluss an ihn von FÜRBRINGER und Anderen als ein *κτῆμα εἰς ἀεί* der Wirbelthiermorphologie gepredigt werden. Von einem Zugrundegehen hinterer Kopfsomite in der Art, dass sie überhaupt nicht mehr zur Anlage gelangen, giebt die Ontogenie keinerlei Anzeichen, eben so wenig von einer Verschiebung der ursprünglichen Metameren in solcher Weise, dass die dorsalen Abschnitte eines oder mehrerer Rumpfmetameren von Anfang des

embryonalen Geschehens an in unmittelbaren Zusammenhang mit ventralen (Seitenplatten-) Abschnitten anderer, ursprünglich vor ihnen gelegener Kopfmetameren träten. Die vergleichende Anatomie, welche diese Annahme macht, will desshalb auch die directe Beobachtung (Gegenbaur 1887 pag. 94) hier nicht gelten lassen und beruft sich ihr gegenüber auf die »Vergleichung«. Wo steckt nun aber der aus der »Vergleichung« hergenommene zwingende Grund zu einer Annahme, welcher die Ontogenie, auf directe Beobachtung gestützt, die Geltung abspricht? Einzig und allein in der von Gegenbaur im Jahre 1871 begründeten Vorstellung der Polymerie des Vagus und Homodynamie seiner Ganglien mit Spinalganglien.

Blicken wir auf den Zustand der Morphologie jener Zeit zurück, so tritt uns in dem Gegenbaur'schen Aufsatz »Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels« nicht nur der Ausgangspunkt einer umfassenden Reform der gesammten Wirbelthiermorphologie, sondern auch die Wurzel der missverständlichen Beziehungen zwischen vergleichender Anatomie und Ontogenie, sowie der vielfachen Competenzconflicte entgegen, die besonders in den letzten beiden Jahrzehnten zwischen den beiden »Schwestern« der Morphologie ausgebrochen und heut zu Tage fast bis zu einem Zweikampf gediehen sind, welcher die Übermacht der einen oder der anderen entscheiden muss.

Auf pag. 499 jenes Gegenbaur'schen Aufsatzes heißt es: »Das Problem lautet: Lassen sich die aus dem Gehirn entspringenden Nerven nach dem „Typus" der aus dem Rückenmarke entspringenden erklären, und sind erstere demgemäß durch eine Umwandlung von solchen Nerven entstanden nachzuweisen, welche ursprünglich mit den letzteren übereinstimmten?«

»Diese Fragen sind zugleich Theile eines weit umfänglicheren Problems, jenes der Entstehung des Kopfes der Wirbelthiere. Würde nachzuweisen sein, dass zu der Annahme Grund besteht, die Kopfnerven seien aus Modificationen von nach dem Typus von Spinalnerven sich verhaltenden Nerven hervorgegangen, so würde nicht bloß das Gehirn als das modificirte Vorderende eines ursprünglich mit dem Rückenmarke gleichartigen centralen Nervensystems sich herausstellen, sondern der ganze als Kopf erscheinende Körperabschnitt würde sich auf einen einfacheren Zustand zurückverfolgen lassen, in dem er von dem übrigen Körper nur wenig verschieden sich ergäbe. Dass hierbei auch das Kopfskelet in Betracht gezogen

werden muss, ist selbstverständlich. Somit eröffnet sich hier vom Nervensysteme aus der Weg zu einer der wichtigsten Fragen vergleichend-anatomischer Forschung. Auf dem Verfolge dieses Weges wird sich ergeben, ob und welche Aussicht zur Lösung der Frage besteht.«

Die von mir gesperrt gedruckten Zeilen bestätigen, was ich oben sagte. Von den Kopfnerven, in diesem Falle vom Vagus her, leitet sich in letzter Instanz die Vorstellung ab, es müssten Kopfsomite zu Grunde gegangen sein, welche durch Vorwärtswanderung von Rumpfsomiten ersetzt werden.

Die andere Stelle, welche den Keim der Competenzconflicte zwischen dem Geltungsbereich vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Argumente enthält, findet sich l. c. auf pag. 498 und lautet folgendermaßen:

»— Die Entwicklungsgeschichte des Darmrohres und seiner Drüsenorgane, der Organe des Kreislaufs, sowie jener des Urogenitalsystems u. A. m., lässt eine Fülle des Lichtes auf das complicirtere Verhalten des ausgebildeten Organismus ausstrahlen, und erläutert Einrichtungen, die ohne jene Kenntnis zusammenhangslos bleiben. Die Beispiele hierfür sind so zahlreich und dabei so naheliegend, dass wohl keines angezogen zu werden braucht. Wenn nun jene ontogenetischen Befunde zwar wieder nur durch die Vergleichung aufgeklärt werden, insofern sie dabei als ererbte Zustände sich erweisen, so sind sie doch schon an sich wichtige Mittel für die wissenschaftliche Begründung der Anatomie. Fürs peripherische Nervensystem dagegen ist uns die ontogenetische Grundlage einer Erklärung des complicirten Verhaltens im ausgebildeten Organismus entzogen, wir kennen (abgesehen von dem Verhalten einiger Nervenstämme zu den Visceralbogen) von jenem Systeme keine embryologische Thatsache, die in jener Richtung verwerthbar wäre, denn es ist noch völlig ungewiss, ob die spätere Gestaltung den niederen Zuständen entsprechende Vorläufer besitzt, oder ob die histiologische Differenzirung der betreffenden Theile gleich mit dem definitiven Verhalten beginnt, indem die einfacheren Zustände übersprungen werden. Jedenfalls bietet die Ontogenie hier eine bedeutende Lücke, welche nur durch das Zurückgehen auf das definitive Verhalten des bezüglichen Organsystems bei niederen Wirbelthieren ausgefüllt werden kann. Daraus ergiebt sich die hohe Bedeutung dieser Richtung der vergleichenden Neurologie.«

Dass zu der Zeit, als Gegenbaur diesen Aufsatz schrieb, die Ontogenie keine genügende Grundlage für die Beurtheilung des peripherischen Nervensystems bot, mag bereitwillig zugestanden werden. Es lag zum großen Theile in materiellen Schwierigkeiten der Materialbeschaffung und in Unvollkommenheiten der technischen Methodik, wenn derlei subtilere Untersuchungen nicht existirten. Ungewiss mochte es ja desshalb auch sein, ob die ontogenetische Beobachtung einfachere (richtiger gesagt: ursprünglichere, die damit noch nicht einfachere zu sein brauchen!) Zustände ans Licht bringen würde: um so dringlicher aber musste gerade die embryologische Forschung auf diese Probleme gerichtet werden; die temporär vorhandene Lücke, von der Gegenbaur spricht, konnte aber nicht rechtfertigen, dass man ein für alle Mal auf die Mitwirkung der Ontogenie bei der Lösung der betreffenden Probleme verzichtete oder gar, wenn ihr schließlich doch erfolgendes Verdict gegen die auf vergleichend-anatomischer Basis ruhenden Anschauungen und Folgerungen erging, demselben mit der unbegründeten Behauptung, die Ontogenie überspringe die einfacheren Zustände, sei also cänogenetisch, den Zugang versagte.

Wie schon hervorgehoben ward, hat die Ontogenie, nachdem die materiellen und technischen Schwierigkeiten, die ihr entgegen standen, zum größten Theile aus dem Wege geräumt waren, rasch nachgeholt, was ihr damals fehlte, und schon Balfour konnte auf die wichtige Verschiedenheit der Lagerungsverhältnisse der dorsalen Kopfnerven zu den Somiten gegenüber den Spinalnerven hinweisen. Die Betrachtungen, welche er auf diese Verschiedenheit gründete, bewiesen sofort, wie wichtige und für das Verständnis des Verhaltens im ausgebildeten Zustande unentbehrliche Thatsachen die Ontogenie auf den ersten Anhieb lieferte — Thatsachen, deren volle Erkenntnis und Verwerthung freilich auch durch Balfour noch nicht gegeben wurde und nicht gegeben werden konnte, da sie noch zu unvollständig waren. Ein großer Schritt nach vorwärts ward durch Froriep's und Beard's Entdeckung der Betheiligung des Ectoderms außerhalb der Balfour'schen Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien gemacht — und nöthigte Gegenbaur denn auch im Jahre 1887 dazu, die »völlige Homodynamie« der Kopf- und Spinalganglien fallen zu lassen. Schon oben machte ich darauf aufmerksam, dass nun eine völlige Revision der auf jene supponirte Homodynamie gegründeten Anschauungen hätte folgen müssen — sie erfolgte aber nur in partieller Weise, wie aus den

folgenden Worten Gegenbaur's (1887 pag. 104) hervorgeht: »Mit dem Vagus schließen die primitiven Kopfnerven ab. Sie besitzen, so weit sie metamerer Bedeutung sind, in der Genese etwas Gemeinsames, dass ihre Wurzeln oberhalb der Somite verlaufen, sich mit ihren Ganglien vom Ectoderm sondern, während die hinteren Wurzeln der spinalen Nerven unterhalb der Somite verlaufen. Aus dieser Verschiedenheit entspringt ein triftiger Grund gegen die Vorstellung, dass der Kopf successive aus dem Rumpf hervorgegangen sei, die Kopfnerven aus Spinalnerven hervorgegangen wären. Ich halte jene ontogenetische Thatsache daher von großer Bedeutung. Sie misst auch beiderlei Nerven einen verschiedenen Werth zu, welchem gemäß ich meine Auffassung der Kopfnerven modificire. Diese Frage ist aber hier, wo es sich wesentlich um die Metamerie handelt, nicht weiter zu führen, zumal noch Manches für die Zusammensetzung jener Kopfnerven, namentlich bezüglich unterer (ventraler) Wurzeln unsicher ist.«

Aber gerade für die Fragen nach der Metamerie musste die genauere Kenntnis der Unterschiede der Kopf- und Spinalganglien von einflussreichster Bedeutung werden: Gegenbaur bleibt somit in dem Vorurtheil stecken, zur Feststellung der Natur und Zahl der Metameren, speciell derjenigen, welche die Grenzbezirke von Kopf und Rumpf einnehmen, könne er der entscheidenden Mitarbeit der Ontogenie entrathen, während er doch genöthigt war, der Ontogenie zu Gefallen den Namen »untere Vaguswurzeln« aufzugeben und es zweifelhaft zu lassen, wie es eigentlich um diese vordersten ventralen Wurzeln stände. Die auf *Amphioxus* beruhende »Annahme möglicher Weise stattgehabter Reductionsvorgänge« und das blinde Vertrauen auf die Vergleichung, »welche die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes setzt«, beherrschten seine Vorstellungen so ausschließlich, dass die kritische Vorsicht verloren ging, und die Doctrin von der Reducirtheit der Kopfsomite und des Überwanderns der Rumpfsomite in die »frei gewordene« Localität zum Glaubensartikel heranwuchs, dessen Durcharbeitung und Verbreitung sich, neben einer Reihe anderer Forscher, Fürbringer mit ganzer Kraft zur Aufgabe machte.

Die Ontogenie stand aber nicht still. Von Kupffer sind bei *Ammocoetes* die bereits erwähnten Beobachtungen über die ursprünglichen Bildungsverhältnisse des Vagus und der anderen Kopfnerven gemacht worden: durch sie ward die Existenz von Kopfnerven erwiesen, die wie die Spinalnerven innerhalb der Somite verlaufen; sie verlangen

Berücksichtigung bei Beantwortung der Fragen nach der Natur der Kopfnerven und ihrem Verhältnis zu den Spinalnerven, wie zu den Occipitalmetameren, neben denen sie verlaufen und zu denen sie in Beziehungen treten. Die Darstellungen KUPFFER's (Stud. z. vergl. Entw.-Gesch. d. Kopfes d. Cranioten II 1891 pag. 63 ff. u. III 1895 pag. 47) sind bekannt: ich habe meinerseits noch keine Gelegenheit gehabt, die von ihm beschriebenen Verhältnisse aus eigener Anschauung kennen zu lernen, und folge dem Beispiele FÜRBRINGER's, der in einer Anmerkung auf pag. 682 seiner Monographie sich des Eingehens auf die besonderen Eigenthümlichkeiten der Kopf- und Spinalganglien des *Ammocoetes* enthält, wenn ich auch der Deutung, die FÜRBRINGER dort ausspricht, die »spinalen« Kopfnerven KUPFFER's seien »in der Hauptsache als sensible sympathische Nerven« zu betrachten, mich nicht anschließen kann. Dass dabei meine Reserve wahrscheinlich einen anderen Inhalt hat, als die FÜRBRINGER's, ist mehr als wahrscheinlich. Wie GEGENBAUR sich zu KUPFFER's Darstellung verhält, ist bereits oben erwähnt (vgl. pag. 228): wenn die Dinge sich so verhalten, wie KUPFFER es beschreibt, so handelt es sich ihm zufolge »entschieden um einen cänogenetischen Zustand«, denn anders kann er es nicht erklären, »wie ein Spinalnerv und ein Branchialnerv einer und derselben Örtlichkeit entspringen könnte«.

Zu den KUPFFER'schen Angaben über *Ammocoetes* gesellen sich nun, wie gesagt, die von mir bei *Torpedo* aufgefundenen Verhältnisse und verlangen eine Erklärung. Der Thatbestand ist kurz recapitulirt der folgende. Von dem hinteren Abschnitt der Vagusplatte gliedern sich bei einer Anzahl von Embryonen genau in derselben Weise, wie an den vordersten, dicht an die Vagusplatte anstoßenden Theilen der Rumpfganglienleiste, einige Zellklümpchen ab, lagern sich auf der medialen Seite der Myotome *u* und *t* und gehen, nachdem sie einige Faserverbindungen mit den zugehörigen ventralen Wurzeln wie mit den nachfolgenden Resten der Spinalganglien von *v* und *w* gebildet haben, wie die übrigen Occipitalganglien *v*, *w*, *x* zu Grunde.

Wer diese Klümpchen zum ersten Male sieht und mit der gleichfalls rudimentären Ganglienbildung der Somite *v*, *w* etc. vergleicht, wird keinen Augenblick im Zweifel sein, dass er es bei beiden mit ein und derselben Bildung zu thun hat — erst die Reflexion, dass es sich hier um Spinalganglienreste handle, welche direct von der Vagusplatte und nicht von einem Abschnitte der

hinter der Vagusplatte folgenden Ganglienleiste herstammen, wird ein gewisses Befremden hervorrufen. Zählt man die Spinalganglien von der hinteren Grenze der Vagusplatte bis zu demjenigen Ganglion, das neben dem vordersten Kopfmierensomit gelegen ist, so findet man, dass hier fünf Ganglien angelegt werden — so weit sie nämlich alle angelegt werden, mehrere von ihnen sind oft von Anfang an unterdrückt — die im Laufe der embryonalen Entwicklung aber alle zu Grunde gehen oder als vagirende Ganglienzellreste hier und da dem dorsalen, mitunter auch dem ventralen Ast der motorischen Wurzel sich anlagern, bis auch diese zu Grunde gehen. Es kann sich also bei den neben der Vagusplatte befindlichen Spinalganglienresten nicht um von hinten vorgerückte Bildungen handeln — sonst müsste angenommen werden, dass die Vornierenbildung um ein oder zwei Metameren weiter rückwärts angefangen habe, und eben so ein Rudimentärwerden der vordersten Spinalganglien erfolgt sei — eine Annahme, für die kein Schatten eines Grundes beizubringen wäre. Es bleibt also nichts übrig als anzuerkennen, dass von der Ganglienleiste, von der ja die Vagusplatte herstammt, auch auf dem Niveau der Somite *u* und *t* außer der eigentlichen Vagusplatte, die ja außen d. h. lateral von den Somiten gelegen ist, noch Spinalganglienreste gebildet werden, die eben so wie alle anderen Spinalganglien innen d. h. medial von den Myotomen gelagert sind.

Nun ist es leider nicht möglich, in diesen Ganglien etwa die von Fürbringer fast schmerzlich vermissten[1] Spuren der früher vorhanden gewesen sein sollenden hinteren Kopfmetameren erblicken zu wollen — sie müssten ja dann außen von den Somiten, nicht innen liegen — zudem macht ihr Zusammenhang mit »unteren Wurzeln« so wie so ihre Homodynamie mit Kopfnerven nach den neu gewonnenen und auch von Gegenbaur anerkannten Kriterien unmöglich. Also wohin mit ihnen? Überreste von alten Kopfmetameren können sie nicht darstellen, vorgerückten Rumpfmetameren können sie auch nicht angehört haben, für Neubildungen cänogenetischer Natur kann man sie um so weniger erklären, als sie schon in rudimentärem Zustande angelegt, überhaupt nur selten gefunden werden und noch seltener in beiden Antimeren zugleich vorkommen — also wird wohl nichts übrig bleiben, als wiederum ein aus der »Vergleichung« herstammendes Dogma bei Seite zu setzen und etwas eingehender die Frage zu erörtern, ob denn wirklich spinale

[1] Vgl. Fürbringer's Monographie pag. 708 Anmerk. 1.

und branchiale Nerven nicht von derselben Örtlichkeit ihren Abgang nehmen können?

Durch Balfour ist die Ganglienleiste als wichtigstes Gebilde für den Ursprung aller peripherischen Ganglien des Wirbelthierkörpers nachgewiesen worden. Welche Discussionen auch über den Ursprung derselben geführt wurden, ob sie ein Product des Medullarrohrs sei oder als »Zwischenstrang« (His) dem der Medullarplatte zunächst liegenden Ectoderm entstamme, keine stellte in Abrede, dass die Ganglienleiste der gemeinsame Ursprungsort aller Kopf-, Spinal- und Sympathicusganglien sei. Erst die Arbeiten von Froriep und Beard erweiterten unsre Anschauungen sehr wesentlich, in so weit für die Kopfganglien eine neue Ursprungsquelle erkannt ward, ohne indess der Ganglienleiste ihren Antheil an ihrer Bildung zu bestreiten. Nur Goronowitsch sprach mit Entschiedenheit die Meinung aus, die Ganglienleiste habe keinen Antheil an der Bildung der Kopfganglien, dieselbe liefere vielmehr Mesenchymgewebe, das sich zum Stützgewebe für spätere Nervenfasern umgestalte, also mesodermale Bildungen producire (Morph. Jahrb. 20. Bd. pag. 212).

Bei meinen eigenen Forschungen über Ganglien- und Nervenbildung (17. Studie) hielt ich an der Betheiligung der Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien und ihrer Nervenfasern fest, freilich ohne genau ermitteln zu können, welche Bezirke der Ganglien und der Nervenfasern aus Ganglienleistenmaterial, welche aus den von mir Nebenganglien genannten, ectodermalen Zuflüssen herstammten.

Auch Kupffer ließ dem von ihm Neural- oder Wurzelleiste genannten Gebilde seinen Antheil an der Bildung der Kopfganglien, ergänzte aber die bisherigen Auffassungen von der Bildung der dorsalen Kopfnerven durch die fundamental wichtige Thatsache der Bildung eines spinalen Theils von Fasern und Ganglienresten, worüber bereits oben gesprochen ward.

Neuerdings nun ist eine zweite Arbeit von Goronowitsch erschienen, welche noch radicaler, als seine frühere, den Antheil der Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien und Nerven in Abrede stellt (Unters. üb. d. Cranialnerven b. *Salmo fario*. in: Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou Tome 16 1898).

Goronowitsch erkennt die ectodermale Abstammung der von ihm ectoblastogene genannten Ganglienleisten an, lässt sie aber in ihrem Kopftheile gar keinen Antheil an der Bildung der Ganglien nehmen und bezweifelt sogar, dass die Spinalganglien aus ihnen entstehen (l. c. pag. 43 ff.). Nach seiner Meinung lösen sich die

Leisten zu Mesenchym auf und bilden »ectoblastogenes Mesodermgewebe«. Wie in seiner ersten Arbeit die Embryonen des Hühnchens, so sind in der vorliegenden die der Forelle das Object der Untersuchung gewesen — und man kann wohl sagen, dass Goronowitsch durch sein Material vom Regen in die Traufe gerathen ist — sonst könnte er nicht zu diesen Ergebnissen gelangt sein.

In der Frage nach der Entstehung der Kopfganglien steht Goronowitsch im Extrem auf dem von Froriep, Beard, Kupffer und mir selbst in dieser Arbeit eingenommenen Standpunkt, in so fern er die Ganglien ausschließlich vom lateralen Ectoderm abstammen lässt. Aber, da er die von den Ganglien ausgehenden Nervenbahnen aus Mesodermgewebe herleitet, so geht daraus schon hervor, dass noch andere Zellelemente an ihrem Aufbau betheiligt sind. Dass dieselben aber sicherlich keine mesodermalen sondern ectodermale Elemente sind, welche zum Theil aus der »zu Mesenchym aufgelösten« Ganglienleiste, zum Theil aus dem lateralen Ectoderm herstammen, bei der Forelle aber von den eigentlichen Mesodermzellen schwer zu unterscheiden sind, geht aus den viel klareren und deutlicheren Befunden an Selachierembryonen hervor.

Dass aus der Ganglienleiste auch für die Kopfnerven Material hergegeben wird, darf also mit voller Sicherheit festgehalten werden; und so ist die Ganglienleiste ein Gebilde, aus dem dorsale Nerven für den Kopf sowohl wie für den Rumpf und Schwanz hervorgehen.

Dennoch bleibt die Entstehung der Vagusganglien und eines großen, wahrscheinlich des größten Theils ihrer sensiblen Nervenfasern aus den von Kupffer Placoden genannten Ectodermwucherungen ein beobachtbares Factum und nöthigt dazu, nicht nur ihre »völlige« Homodynamie mit Spinalganglien im Anschluss an und in Übereinstimmung mit Gegenbaur aufzugeben, sondern über Gegenbaur hinaus von jeder Homodynamie derselben mit den Spinalganglien abzusehen. Waren schon die von Kupffer bei *Ammocoetes* beobachteten »spinalen« Elemente der Kopfnerven ein Hinweis auf den Weg, auf welchem die richtige Interpretation zu geschehen habe, so sind die von mir bei den Embryonen von *Torpedo ocellata* aufgefundenen, unverkennbaren Reste von »Kopfspinalganglien« der Ausschlag gebende Beweis, dass einstmals bei den Wirbelthiervorfahren auch in der Kopfregion Derivate der Ganglienleiste bestanden haben, welche den Spinalganglien völlig homodynam waren und mit den im Kopfbezirk vorhandenen

ventralen Wurzeln die nervöse Organisation des Rumpfes vollständig recapitulirten.

Wie, wodurch und wesshalb die Spinalganglien des Kopfbezirkes aber zu Grunde gingen, so dass sie kaum irgend welche Spuren zurückließen, aus denen man auf ihr früheres Vorhandensein von Anfang an hätte schließen dürfen, das wird vielleicht erkennbar werden, wenn im Anschluss an die nun auf fruchtbare Wege geleitete Erforschung und unter Vermeidung der irreführenden bisherigen Deutungen die complicirten Verhältnisse sowohl des peripherischen als auch des centralen Nervensystems in morphologischer wie auch histogenetischer Richtung besser gekannt sein werden.

Man könnte ja sagen, sie seien zu Grunde gegangen, weil sie durch die aus den Placoden stammenden Ganglien ersetzt werden — aber eine solche »Erklärung« ermangelt aller wirklicher Elemente einer Erklärung. Denn, alle Achtung vor des verstorbenen KLEINENBERG logischer Klarheit und dialectischer Schärfe — das »Princip der Substitution von Organen« kann uns nicht von der Aufgabe entbinden, diese Substitution als Schritt vor Schritt geschehend zu denken — wenn immer auch die Spuren dieser Schritte völlig unterdrückt sein sollten, noch völliger als die einstmals bei den Wirbelthieren als vorhanden anzunehmenden Spinalganglien des Kopfes. Und wenn eine solche schrittweise geschehende Umänderung angenommen werden muss, so wird sie sich schwerlich anders vollzogen haben, als auf demselben Wege des organischen »Gestaltens und Umgestaltens«, für den ich vor 25 Jahren sowohl Namen wie Formel festzulegen versuchte in dem »Princip des Functionswechsels«. Eine »Substitution« von Organen lässt sich nicht anders auffassen, als dass dieselbe Function, welche heute von einem bestimmten Organ vollzogen wird, tale quale morgen von einem anderen übernommen wird — und das ist undenkbar. So ähnlich sich auch die Functionen sein mögen, welche von diesen beiden verschiedenen Organen ausgeübt werden, gleich sind sie schon darum nicht, weil die sie ausführenden Organe doch nicht identische Localitäten einnehmen könnten. Eine Aufeinanderfolge in Zeit und Ort muss dabei angenommen werden als phylogenetische conditio sine qua non, und damit treten eben functionelle Verschiebungen und Aufeinanderfolgen ein, die — ob rasch, ob langsam — doch immer unter das Princip des Functionswechsels fallen, wenn auch das Endresultat des Processes das völlige Zugrundegehen des einen Organs sein sollte, dessen Functionen langsam oder rasch auf das andere übergehen.

Wenn ich diese kurze Auseinandersetzung hier einflechte, so geschieht es nicht bloß, weil mir die von Beard in seinem Aufsatz »History of a transient nervous apparatus etc.« (Z. Jahrb. Abth. Morph. 9. Bd. pag. 403) niedergelegten Auffassungen eine solche Erwägung nahe legen, sondern weil ich damit gleich Bezug nehmen wollte auf die jetzt angenommene Ausdrucksweise der vergleichenden Anatomie bezüglich der Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien — eine Ausdrucksweise, die, wenn auch unausgesprochener Maßen, doch durchaus an die Vorstellungsweise sich anlehnt, welche unter dem Princip der »Substitution von Organen« zu verstehen ist. Denn wenn Gegenbaur (1887) nach den Aufschlüssen über die Entstehungsweise der Kopfganglien durch Froriep und Beard zwar nicht mehr an eine völlige Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien glaubt, Fürbringer (l. c. pag. 667) von den Kopfganglien meint, »sie könnten — ganz allgemein — den Spinalganglien verglichen werden, besäßen aber denselben gegenüber eine größere Complication (die beiden Reihen der Hauptganglien und epibranchialen Ganglien) und intimere genetische Beziehungen zur ectodermalen Oberhaut«, Gegenbaur aber schließlich sagt (Vgl. Anat. d. Wirbelthiere 1. Bd. pag. 793 u. 791): »Wenn sich aus der Vergleichung der Acranier mit den Cranioten ein Grund ergiebt, die Nerven der Kopfregion als homodynam mit Spinalnerven zu beurtheilen, so entsteht dagegen eine Einschränkung dieser Homodynamie durch die Ontogenese. Diese lehrt für beiderlei Nerven eine differente Entstehung kennen und andere Lagebeziehungen. Die Nervenanlagen erstrecken sich in der Kopfregion auch außen vom Mesoderm, während jene am Rumpfe medial von demselben ziehen« — und nachher die auf pag. 228 bereits citirten Worte dem kurz recapitulirten Befunde Kupffer's nachschickt — wenn also diese Aussprüche — und eine Menge andere ähnliche — es rechtfertigen, von der »Vergleichung« mit Faust zu sagen »bei ihr geräth man stets ins Ungewisse« — so muss eben die Ontogenie den entgegengesetzten Weg einschlagen und, gestützt auf die Unterschiede der Herkunft und Lagerung, die Homodynamie beider Ganglienkategorien geradezu leugnen und die aus der Vergleichung mit *Amphioxus* hergenommenen Gründe als irreführend zurückweisen — wobei denn freilich wieder ein weiterer Edelstein aus der schon sehr beschädigten Vorfahrenkrone des edlen Acraniers verloren gehen dürfte.

Sind aber die Kopf- und Spinalganglien durch Ursprung und Lagerung als nicht homodynam nachgewiesen, so fällt damit auch

jeder Grund weg, wesshalb beide Arten von Ganglien nicht in demselben Metamere vorkommen, wesshalb ihre Wurzeln — scil. ihre centripetalen Fasern — nicht an derselben Örtlichkeit in das Centralnervensystem einmünden sollten. Finden sich also an der Vagusplatte von *Torpedo ocellata* die Rudimente von Spinalganglien, welche sich den Myotomen *u*, *t* und *s* anlagern, so beweist das nicht im geringsten, dass die in derselben Querebene sich findenden Placoden, aus denen die hinteren Vagusganglien hervorgehen, zu anderen Metameren gerechnet werden müssten, als eben zu den Metameren *u*, *t* und *s*; und finden sich ferner ventrale Spinalnervenwurzeln, die zu *u* und *t* sich begeben, so sind sie zwar eben untere Spinalnervenwurzeln und Occipitalnerven, aber zugleich auch untere Vaguswurzeln im vollsten Sinne des Wortes, in so fern sie demselben primitiven Metamere angehören, welchem das rudimentäre Spinalganglion und das ausgebildete, aus der Placode hervorgegangene Vagusganglion angehören.

Offenbar bilden die eigentlichen Kopfganglien eine von Hause aus andere Kategorie nervöser Bildungen, als die Spinalganglien, hatten bei den Vorfahren der Selachier — und damit eben aller Wirbelthiere — andere Functionen zu erfüllen, als die aus der Ganglienleiste hervorgegangenen Spinalganglien. Hierauf ist schon von verschiedenen Seiten aufmerksam gemacht worden, und jeder consequente Schritt nach vorwärts, den die vergleichende Ontogenie macht, bestätigt die Annahme, dass es sich bei den Kopfganglien mit ihren Schleimcanalnerven und dem ganzen System der Seitenlinie um ein primitives, dem System der Spinalganglien resp. der Ganglienleiste coordinirtes receptorisches Nervensystem handelt. Wie man sich den Ursprung und die ursprünglichsten Functionen dieses lateralen Nervensystems zu denken hat, ist freilich eine andere Frage, deren erfolgreiche Beantwortung nicht eher unternommen werden dürfte, als bis unsere Gesammtauffassung von den Vorfahren der Wirbelthiere bestimmtere Gestalt angenommen, und *Amphioxus* seine hypnotisirende Kraft völlig verloren haben wird. Und das kann noch geraume Zeit dauern.

Ich muss es mir versagen, schon an dieser Stelle einige weitertragende, auf das laterale Nervensystem bezügliche Betrachtungen auszusprechen, weil ich vorher erst die auf den Vorderkopf bezüglichen ontogenetischen Befunde meiner in den letzten Jahren angestellten Untersuchungen darlegen möchte. Das aber möchte ich

hier schon andeuten — und auch darin stimme ich mit anderen Forschern, wie Kupffer, Minot etc. überein — dass der N. lateralis die zur Commissur gewordene Vereinigung kleiner metamerisch angelegter, receptorischer Centra zu sein scheint, welche, nach Art der Kopfplacoden, gesonderten ectodermalen Ursprungs waren und höchst wahrscheinlich, wie jetzt die Kopfganglien, einstmals centripetale Fasern, sei es direct oder sei es durch Vermittelung der Spinalganglien und der Ganglienleiste, in die Medullarplatten, das eigentliche motorische Centrum des Körpers, gelangen ließen. Warum die meisten dieser Fasern aufgehört haben zu functioniren und zu existiren[1], wird sich erst beurtheilen lassen, wenn wir in der phylogenetischen Erkenntnis so weit vorgerückt sein werden, dass wir auch den eigentlichen Rumpf — also den Abschnitt zwischen Kiemen und After — als ein gründlich verändertes Stück des Vorfahrenkörpers anzusehen und an ihm die eingreifendsten Umgestaltungen sui generis vorauszusetzen gelernt haben werden.

Wie weit diese Auffassung aber von den bisherigen durch Gegenbaur und Fürbringer vertretenen Anschauungen der vergleichenden Anatomie abweicht, lässt sich ermessen, wenn man bei Fürbringer (l. c. pag. 551) liest: »— was von paläo-cranialen cerebralen Nerven versorgt wird, gehört zum Kopfgebiete, was von ursprünglich spinalen Nerven innervirt wird, ist vom Rumpfgebiete herkömmlich, mögen beide Gebiete auch noch so sehr in einander greifen und zu einander verschoben sein. So sind beispielsweise einerseits die von den Rr. laterales nervi trigemini und vagi versorgten Hautstrecken, die von den Rr. intestinales und vagi versorgten Eingeweidetheile und der vom N. accessorius beherrschte Abschnitt des M. trapezius morphologisch von dem primordialen Kopfgebiete abzuleiten, wie weit herab in das Rumpf- und selbst Schwanzgebiet sie sich auch topographisch erstrecken mögen.« Dieser Anschauung zufolge handelt es sich also bei dem N. lateralis nur um einen Kopfnerv, der nachträglich in langsamem Fortschreiten über den Rumpf bis an das Schwanzende vorgedrungen ist, nicht aber um autochthone Ectodermproductionen jedes einzelnen Metamers,

[1] Denn die Behauptung Julin's von durch ihn nachgewiesenen Verbindungen der dorsalen wie ventralen Spinalnerven mit dem Lateralis habe ich längst widerlegt und verstehe nicht, wie Gegenbaur (Vergl. Anat. d. Wirbelthiere 1. Bd. pag. 818, 819) dieselbe wieder aufnehmen und mit allerhand nicht zutreffenden Betrachtungen versehen konnte, zumal da auch Fürbringer für die Unzusammengehörigkeit beider Fasersysteme eintritt (l. c. pag. 599).

die secundär erst in gegenseitige commissurale Verbindungen getreten und schließlich zu einer einzigen, von den vorausgesetzten vielen übrig gebliebenen Faserverbindung mit dem Gehirn reducirt sind, durch welche auch auf diesem Nervengebiet der Concentrationsprocess des ganzen Nervensystems dargestellt ward. In noch unklarerer Form scheinen denen Fürbringer's ähnliche Anschauungen bei Gegenbaur zu bestehen — falls ich die nachfolgende, unausgeglichene Widersprüche enthaltende Stelle in der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (1. Bd. pag. 856 u. 857) richtig deute. Es heißt dort von den Hautsinnesorganen: »Das bereits für die Beziehungen dieser Organe zu Nerven für Cyclostomen Bemerkte hat auch für die Gnathostomen seine Geltung, und es ist speciell der N. facialis als der jene Organe wenn nicht producirende so doch tragende Nerv erkannt. Nächst diesem der N. vagus. Wie der erstere den Kopf beherrscht und seine Verzweigungen jenen des Trigeminus zutheilt, um damit sein Gebiet zu erweitern [?], so hat der Vagus durch den N. lateralis ein bedeutendes Territorium an der Rumpfoberfläche und es wird begreiflich, welche Ausdehnung die Vertheilung jener Organe damit erlangen kann. Der N. lateralis vagi steht aber mittels des R. retrocurrens facialis mit dem letztgenannten in Verbindung, wie auch dabei eine ähnliche Verbindung des Facialis mit dem Glossopharyngeus vorkommen kann und dann im Gebiete von dessen Ästen wiederum jene Organe sich vorfinden. Die Betheiligung des Facialis an der Verbreitung der in Rede stehenden Sinnesorgane geht aus dem genannten Verhalten hervor. — Die Verbindungen des Facialis, vor Allem mittels des Ramus retrocurrens mit dem Vagus, erscheint als der Weg, auf welchem vom Facialis die Sinnesorgane erzeugende Eigenschaft auf den Vagus überging. Die Eigenthümlichkeit der jenen Organen zukommenden Nerven kommt auch im histologischen Verhalten zur Geltung (Pincus), so dass eine successive Ausbreitung des Facialis in dem gesammten, jene Organe producirenden Gebiete anzunehmen sein dürfte.«

Wie grundverschieden, auch in phylogenetischer Richtung, diese Auffassungsweise von der hier vertretenen, auf Grund ontogenetischer Daten gewonnenen Anschauung ist, braucht nicht hervorgehoben zu werden. Was man sich unter der »Sinnesorgane erzeugenden Eigenschaft« des Facialis vorstellen soll, verstehe ich nicht, noch weniger, wie dieselbe auf andere Nervengebiete, Trigeminus und Vagus »übergehen« soll. Da auch das Gehörorgan — wie ich auch meinerseits

überzeugt bin — auf die Ursprungsstufe solcher Hautsinnesorgane reducirbar ist, so wird der Facialis als »ein Ausgangspunkt vieler sensorischer Organe« angesehen — eine Vorstellungsweise, für die ich schlechterdings kein Verständnis habe. Nun heißt es freilich gleich darauf (pag. 857): »Die Betrachtung dieser mannigfaltigen Organe von einem Punkte aus darf nicht außer Acht lassen, dass nicht sowohl nur eine Ausbreitung des Facialis die Einrichtungen schuf, als auch das Ectoderm, aus dem sie bestehen; denn, wie schon oben bemerkt, der Nerv des Organs kommt erst nach des letzteren Bildung zum Vorschein und zeigt dann seinen Zusammenhang mit dem Facialis. Mit der phyletischen Entfaltung des Körpers ist somit der Beginn der Differenzirung an der Peripherie wie central gleichzeitig sich vorzustellen [?], wobei mit der Entfernung des Organs die Verbindung mit dem Centrum als Nerv sich ausspann. Die Organe sind also nicht etwa Sprossungsproducte der Nerven, oder solche die zuerst ohne Nerven gewesen wären, sondern beiderlei Gebilde sind als zusammen entstandene aufzufassen«. Wie sich diese beiden Erklärungen mit einander versöhnen lassen, ist mir nicht klar geworden: entweder entstehen die Sinnesorgane autochthon im Ectoderm und können sich unter einander und mit jedwedem Nerven in der Nähe verbinden, ohne auf den »sie erzeugenden« Facialis zu warten — oder nur der Facialis ist der ursprüngliche Träger derselben, und dann müsste der Nachweis zu führen sein, dass die früher sogenannten Rami dorsales der sämmtlichen Vagus-, Trigeminus- und Glossopharyngeusganglien nicht diesen Ganglien sondern dem Facialis entstammten, was nicht nur ontogenetische Schwierigkeiten haben, sondern auch für die Homodynamie der Kopfganglien unter sich bedrohlich erscheinen könnte.

Diese ganze, dem Facialis zugedachte Sonderstellung einer peripherischen Ausbreitung über die gesammte Körperoberfläche ist aber ein Unding: nach ontogenetischem Zeugnis handelt es sich wahrscheinlich um ein von Hause aus selbständiges, metamerisch wiederholtes, receptorisches Nervensystem, welches zunächst in Verbindung mit den übrigen Nervenelementen des eigenen Metamers und durch Commissurbildung mit den Nachbarn der Reihe in Verbindung trat, bis diese beiderlei Verbindungen sich, nach Art aller ähnlichen nervösen Verbindungen, mehr und mehr concentrirten und localisirten. Um so weniger kann aber, wenn diese Anschauung richtig ist, von ursprünglicher Zugehörigkeit des N. lateralis zum Kopfbezirk oder

von Ausbreitung des Facialis über die gesammte Körperoberfläche gesprochen werden.

Aber den Kopfganglien entstammen auch noch andere Nervenfasern, als nur solche, die zu den specifischen Hautsinnesorganen der Schleimcanäle und der Seitenlinie gehören. Die gesammte sensible Sphäre der Kiemenspalten wird von ihnen verwaltet, und durch den R. intestinalis werden noch andere Organe, als die Kiemenregion von den Kopfganglien aus innervirt. Darüber an dieser Stelle Erörterungen einzuleiten, geht aber über die Aufgabe der vorliegenden Arbeit hinaus und kann wiederum erst unternommen werden, wenn die Verhältnisse des Vorderkopfes und seiner Nerven besser aufgeklärt sein werden.

Die Ganglienleiste scheint eben von Anfang an, eben so wie die Lateral- und Branchialplacoden (falls dieselben als ursprünglich getrennte Bildungen angesehen werden müssen) ein localisirtes Centrum von zunächst sensiblen Nerven gebildet zu haben, welches schon als existent angenommen werden muss, als die Vorfahren der Wirbelthiere noch nicht ein Medullarrohr, sondern offene Medullarplatten besaßen, deren Ränder statt, wie jetzt, zusammenzustoßen, vielmehr möglichst weit aus einander lagen. Zwischen den Lateral- und Branchialplacoden einerseits und den Medullarplatten andererseits lag also als Mittelglied das System der Spinalganglien und trat mit den, gleichen Metameren angehörenden Lateralganglien in Faserverbindung. Es hat desshalb nicht nur nichts Auffallendes, sondern bildet ein durchaus normales und essentiell primitives Verhalten, wenn Fasern der Vagusganglien, außerhalb der Myotome, d. h. lateral und dorsal verlaufend, an derselben Stelle in das Medullarrohr einmünden, an welcher auch innerhalb derselben Myotome, d. h. medial und ventral, Fasern von Spinalganglien einmünden. Wenn das gleichzeitige Vorkommen beider Ganglienarten am Kopfe aber nur noch bei einigen Embryonen sich findet[1], so ist das Zugrundegehen der Spinalganglien des Kopfes eben das »Secundäre«, »Abgeleitete«, und jede Andeutung, welche die Ontogenie von den Spuren solcher Kopfspinalganglien oder ihrer Nerven noch liefert, ist eine Recapitulation archaistischer und palingenetischer, kurz das bestimmteste Gegentheil von »cänogenetischen Zuständen«. Wenn wir also bei *Ammocoetes* nach Kupffer und bei *Torpedo ocellata* nach

[1] Über die einschlägigen Verhältnisse des Vorderkopfs wird später berichtet werden.

meinen Beobachtungen die Reste dieser Spinalganglien und dorsaler Spinalnerven finden, so sind das äußerst werthvolle Befunde, welche uns den Weg erhellen, den wir für die Ergründung der phylogenetischen Geschichte des Nervensystems einzuschlagen haben.

Schwieriger sind die Seitenhornfasern in ihrer Lagerung und in ihrem Verlauf zu verstehen. Denn wenn wir auch annehmen — und dazu haben wir wohl jedes Recht —, dass sie bereits vorhanden waren, als das Medullarrohr noch kein Rohr sondern eine offene Platte bildete, deren Ränder weit aus einander lagen, dass somit die Seitenhornfasern von eben diesen Seitentheilen der Medullarplatten austraten, so müssen wir doch immer zureichende Gründe für ihren so weit entfernten Endpunkt ausfindig machen, der auch schon zu jener phylogenetisch so weit zurückliegenden Urzeit bestanden haben muss. Und wenn wir die Beziehungen der Seitenhornfasern zu den Ganglienleistenzellen erwägen, die — je nach der Auffassungsweise des Entstehens jener Fasern — entweder Material zu ihrem Wachsthum hergeben oder den Leitweg bei ihrem Auswachsen bilden, und bedenken, dass diese Richtung durchaus lateral zu Derivaten des Ectoderms führt, ehe sie an die Muskulatur der Seitenplatten gelangt, so müssen wir entweder annehmen, dass früher ein anderer, directerer Weg eingeschlagen ward — und dann muss sein Verlassen erklärt werden — oder dass die Muskulatur der Seitenplatten früher eine dorsalere Lagerung besaß als jetzt, vielleicht auch dorsaler gelegenere Abschnitte aufwies, welche nicht mehr vorhanden sind und nicht mehr recapitulirt werden. Beide Annahmen haben ihr sehr Missliches, wie ich bereitwillig zugestehe. Aber da die morphologische Natur und phylogenetische Vergangenheit der Kiemenmuskeln sich nicht an ihnen selbst erklären und berechnen lässt, vielmehr nur im Zusammenhang mit dem gesammten Muskelsystem und mit den Erörterungen über die Gesammtabstammung der Vertebraten, so nehme ich an dieser Stelle Umgang von partieller Besprechung und begnüge mich damit, im Hinblick auf die obigen Feststellungen über das primitive Vorhandensein richtiger Spinalnerven für die Metameren des Kopfes, den FÜRBRINGER'schen Versicherungen von der unzweifelhaften Cänogenie des Zusammentreffens motorischer Branchialnerven mit ventralen Spinalnerven für Abschnitte desselben Mesomers jede Geltung abzusprechen und damit das letzte Argument zu beseitigen, welches für eine völlige Unterdrückung vorausgesetzter hinterer Kopfsomite

und das an ihre Stelle geschehene Vorrücken vorderster Rumpfsomite geltend gemacht wurde.

Auch einigen meiner eigenen früheren Aufstellungen und Hypothesen wird durch den Nachweis der Reste einstmals vorhanden gewesener Spinalganglien und dorsaler Spinalnerven des Kopfes die Berechtigung genommen. In der 15. Studie erblickte auch ich in den Kopfganglien noch eine Verbindung echter Spinalganglien mit den hinzugetretenen Producten des Ectoderms, sah aber in denselben Verschmelzungen und Zusammenziehungen, welche der ursprünglichen, durch die Urwirbelbildung auch des Vorderkopfes dargestellten Metamerie gegenüber eben nicht als ursprünglich angesehen werden durften. Auch das System der Seitenhornfasern prüfte ich auf diese Gesichtspunkte und kam zu der Auffassung, dass möglicherweise ventrale Spinalnerven und motorische Seitenhornnerven ein und dasselbe seien. Eine solche Hypothese, erklärte ich damals (l. c. pag. 356), sei auch so lange unmöglich gewesen, als die Construction der Metameren auf Grund der VAN WIJHE'schen Anschauung geschah, der zufolge zu demselben Metamer je ein sensibel-motorischer Dorsalnerv und ein motorischer Ventralnerv gehören sollten. Nachdem aber nun eine viel klarere Auffassung der Metamerie, zunächst des Hinterkopfes, gewonnen, das ursprüngliche Vorhandensein von Spinalganglien für jedes Metamer mehr als wahrscheinlich gemacht und die Natur der aus Placoden hervorgegangenen Kopfganglien festgestellt worden ist, hat die Hypothese von einer Identität oder Homodynamie der motorischen Seitenhornfasern mit den ventralen Spinalnerven keine Berechtigung mehr. Durch den embryologischen Nachweis des Vorhandenseins von Resten ventraler Spinalnerven für die Somite *u*, *t* und *s* wird auch das von mir damals angenommene Alterniren von ventralen Spinalnerven mit motorischen Seitenhornnerven widerlegt: ein solches Alterniren findet in der That nicht statt — die darauf gegründete Vermuthung von der Homodynamie beider Arten motorischer Fasern verliert ihre Berechtigung.

Meine damaligen Anschauungen über die Beziehungen der Hypoglossuswurzeln und der vor ihnen vorhandenen, nun obsolet gewordenen Myotommuskeln beruhten noch nicht auf umfassendem Studium der Occipitalregion besonders von *Torpedo*, und ließen mich aussprechen: »so weit meine Forschungen gegangen sind, giebt es nur ein Myotom vor der ersten motorischen Hypoglossuswurzel« (so nannte ich damals alle ventralen Occipitalnerven) »welches keine

separate motorische Wurzel empfängt: von diesem aus nach vorn, bis zum Beginn des M. rectus externus fehlen alle Myotommuskeln. Mit dem Endorgane fehlen natürlich auch die Nerven, welche es innervirten: und so liefert die ganze Strecke des Medullarrohres zwischen der vordersten Wurzel des Hypoglossus und der hintersten des Abducens keine Vorderhornnerven. Es ist nun schwer zu sagen, wie viele Myotome, wie viele Nerven eingegangen sind: denn da die Kiemensäcke nach und nach entstehen, und eine Verschiebung der verschiedenen Organsysteme (Medullarrohr, Darmrohr, Mesodermrohr, Ectodermrohr) gegen einander stattfindet, so ist es schwierig festzustellen, welches Myotom, welches Branchiomer, welches Neuromer von Hause aus auf einander gepasst haben. Es wird sich also kaum mit voller Sicherheit ermitteln lassen, ob die zur Bildung des M. rectus externus verwendeten Myotome nicht auch Material aus den hinter der Ohrblase befindlichen Metameren an sich gezogen haben, es wird auch nicht festzustellen sein, ob der M. subspinalis, welcher die vordersten Hypoglossusmyotome repräsentirt, nicht auch seinerseits Material der hintersten Vagusmyotome in sich schließt: arithmetisch sicher wird die bezügliche Rechnung wohl nie ausfallen.«

Diese Auseinandersetzung ist von Braus (l. c. pag. 457), wie es scheint, dahin aufgefasst worden, als schlösse ich mich der Auffassung »vom Ausfallen« von Urwirbeln in dem Sinne an, wie sie von Gegenbaur und Fürbringer angenommen worden ist. Das ist aber nicht der Fall gewesen, vielmehr bezieht sich mein Ausdruck vom Eingehen von Myotomen und Nerven eben nur auf die factisch bei dem von mir damals beschriebenen Embryo von *T. marmorata* angelegten, durch ihre späteren Veränderungen und Reductionen gekennzeichneten Somite zwischen Hypoglossus und Abducenswurzeln, wie besonders aus den Erörterungen hervorgeht, welche ich auf pag. 337 ff. gegeben habe. Und wenn Braus meine Angaben citirt und dabei sagt: »Dohrn verzichtet dagegen ganz darauf, die vordere Grenze derjenigen Somite anzugeben, welche nach ihm den M. subspinalis bilden und welche sich daran als ursprüngliche Rumpfmyotome erkennen lassen, da, wie er glaubt, zwischen dem letzten paläocranialen, bei Selachiern noch Muskulatur producirenden Somite (dritten Kopfsomit van Wijhe's, Abducens) und dem vordersten »Hypoglossusmyotom eine Reihe von Urwirbeln ausgefallen sei« etc., so muss ich darauf aufmerksam machen, dass die gesperrt gedruckten Worte nicht von

mir herrühren, sondern von Braus. Ich habe weder von ursprünglichen Rumpfmyotomen, noch von paläocranialen Somiten gesprochen — aus dem einfachen Grunde, weil ich diese Scheidung nie anerkannt habe — wie Jeder begreifen wird, der meinen Anschauungen auch nur oberflächlich gefolgt ist.

Dass ich aber unsicher ließ, wie viel Vagusmyotome der M. supspinalis an sich gezogen, und ob der Rectus externus nicht auch hinter der Ohrblase gelegene Metameren in sich aufgenommen habe, zeigt besonders deutlich, für wie gleichartig ich beide Körperregionen gehalten habe — und wenn sich jetzt bei *Heptanchus*-Embryonen herausgestellt hat, dass der Nervus abducens zugleich den Rectus externus und durch seinen rücklaufenden Ast den M. subspinalis innervirt, so wird dadurch schlagend erwiesen, wie werthlos die Unterscheidung paläocranialer und neocranialer Elemente gewesen, und dass es sich offenbar bei dem Abducens um einen Sammelnerv handelt, welcher die Reste aller zwischen den noch übrig gebliebenen ventralen Spinalnerven des Occipitalbezirkes und den bis zu den Wurzeln des Oculomotorius früher vorhanden gewesenen ventralen Spinalnerven des Kopfbezirks in sich verkörpert. Man kann sich vorstellen, dass früher all die zwischen *t* oder *s* und den in der Mandibularhöhle enthaltenen und jetzt dem Rectus externus angeschlossenen Somite von selbständigen ventralen Wurzeln versorgt wurden, dass aber nach und nach Collectoren sich ausbildeten, welche die einzelnen Wurzeln außer Kurs setzten. Als einen solchen Collector habe ich mir früher immer den Abducens vorgestellt und habe ihn schon in der 15. Studie als polymeren Nerven bezeichnet, im Gegensatz zu Gegenbaur, der ihn noch 1887 als einen zweifellos einfachen Nerven auffasste. Dass aber durch die bei *Heptanchus* gefundene Innervation der vordersten Abschnitte des M. subspinalis auch noch die hinter der Ohrblase früher vorhanden gewesenen Metameren in dem Abducens einen Collector hinterlassen haben, ist auch mir überraschend gewesen, dient aber in eben so erfreulicher Weise wie die bei Embryonen von *T. ocellata* aufgefundenen Reste der Vagusspinalganglien dazu, die verschiedenen Kopfnerven in Einklang mit dem ursprünglich auch am Kopfe vorhanden gewesenen Spinalnervensystem zu bringen. Und damit erledigen sich denn eine Menge von Controversen und Unklarheiten über den Abducens selbst und das ganze, überaus complicirte Gebiet, dem er angehört. Im nächsten Abschnitt dieser Untersuchungen werde ich auf den Abducens zurückgreifen, wenn es sich darum handeln wird,

das vielleicht schwierigste morphogenetische Problem des ganzen Kopfes, das Augengebiet, zu analysiren und auf seine phylogenetische Vergangenheit von Neuem zu untersuchen.

Ich schließe hiermit die Erörterungen allgemeinerer Art, zu welchen mich die Resultate der in der 18. und 19. Studie dargelegten Beobachtungen geführt hatten, aber nicht ohne noch einmal ein Gebiet zu berühren, auf welches ich schon oben, pag. 6, hingewiesen habe.

Die ontogenetischen Befunde, auf welche die eingreifendsten Schlüsse dieser Arbeit gegründet wurden, sind der Mehrzahl nach an Embryonen der beiden *Torpedo*-Arten gewonnen worden — und ich habe schon mehrfach angedeutet, dass auch für die Verhältnisse des Vorderkopfes wiederum *Torpedo* die merkwürdigsten neuen Aufschlüsse bietet, somit geradezu als ein Archiv erscheint, in dem die seltensten, auf Urzustände deutenden Documente enthalten sind. Und doch gelten weit und breit, vor dem Richterstuhl der vergleichenden Anatomie, *Torpedo* und die ganze Gruppe der Rochen als eine »abgeleitete«, »vielfach veränderte«, »vom Ursprünglichen am weitesten entfernte« Gruppe der Selachier! Bei Häuptern und Jüngern der auf vergleichend anatomischer Grundlage bauenden Morphologie kann man diese Versicherung, in allen Tonarten variirt, wiederfinden — und zumal seit der von mir publicirten 15. Studie, welche, auf Befunde an *Torpedo*-Embryonen gestützt, neue Grundlagen für die Beurtheilung der großen morphologischen Probleme gewonnen zu haben prätendirte, ist dieser Zweifel an der Bedeutung der an *Torpedo* gemachten Beobachtungen ganz besonders häufig und lebhaft geäußert worden[1]. Worauf gründet sich dieser Zweifel, dieser Unglaube? Hat er irgend welche auf objectiven Thatsachen ruhende Basis? Oder gehört er einer in die moderne Epoche morphologischer Forschung stillschweigend und kritiklos übernommenen Tradition an? Oder ist er ein Beispiel jener häufig zu constatirenden, auf subjectiven Elementen beruhenden Vorgänge, bei denen die ausgesprochenen Behauptungen einer anerkannten Autorität die Selbständigkeit des Urtheils von Schülern und jüngeren Forschern einengen und lähmen? Vielleicht sind all diese Elemente zu gleichen Theilen an dem Resultat betheiligt, das jedenfalls den Nachtheil

[1] Vgl. FÜRBRINGER l. c. pag. 447 »— nur eine totale Verkennung der wirklich bestehenden Verhältnisse kann in den Irrthum verfallen, die Rochen als die primitiveren, die Haie als die höher stehenden Vertreter der Selachier hinzustellen«.

gehabt hat, die ontogenetische Untersuchung einer der zugänglichsten Selachiergattungen nicht hinreichend zu würdigen.

Fragt man sich, worauf die vergleichende Anatomie ihr Vorurtheil gegen die Verwendbarkeit der Rochen und speciell der Torpedines stützt, so erfährt man zunächst, dass sie den pentabranchen Selachiern zugehören und schon aus diesem Grunde den als viel primitiver angesehenen Notidaniden gegenüber »abgeleiteter« seien. Die pentabranche Eigenschaft theilen sie nun aber mit den meisten Selachiern, zumal mit *Pristiurus*, *Scyllium*, *Acanthias*, *Spinax*, *Mustelus* etc., die doch allesammt um so mehr zu Forschungen über die Morphologie der Vertebraten herangezogen wurden, als die Notidaniden überhaupt unzugänglich blieben, und das auf sie gesetzte Vertrauen, sie würden wesentliche Aufschlüsse über grundlegende Fragen bieten, nur ein Glaubensartikel war. Es war ja möglich, dass *Hexanchus* und *Heptanchus*, wie die Beibehaltung und Ausbildung der sechsten resp. siebenten Kiemenspalte auch noch andere, bei den pentabranchen Selachiern nur noch angedeutete Verhältnisse ausführlicher recapitulirten oder auch Andeutungen von Zuständen enthielten, welche bei jenen schon gänzlich, auch in der ersten Entwicklung, unterdrückt waren. Und in der That bieten die oben erwähnten Beziehungen des N. abducens zu dem M. subspinalis solche Andeutungen dar; der rücklaufende, bei Embryonen noch angelegte Ast dieses Nerven ist als einzeln stehendes Factum allein schon von großer Tragweite für die Aufklärung unserer Vorstellungen von der ursprünglichen Organisation des Kopfes. Vergleicht man z. B. die Folgerungen, welche sich aus diesem Factum mit ziemlicher Bündigkeit ergeben, mit den Anschauungen, welche Rabl über die Natur des Abducens hegte, oder liest man, was Gegenbaur noch in seiner letzten großen Publication, der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. pag. 802 und 803, über den Abducens sagt, so wird es klar, wie groß die Tragweite des an *Heptanchus*-Embryonen gemachten Fundes ist, und welche Nebel zu zerstreuen derselbe geeignet erscheint.

Wie weit noch andere Verhältnisse durch eine genaue Kenntnis der Embryologie der Notidaniden, welche bis auf Embryonen von 1 Millimeter Länge zurückgreifen könnte, aufgeklärt werden würden, lässt sich vorläufig nicht beurtheilen — solche Embryonen sind für die Untersuchung noch nicht zugänglich geworden, und die wenigen Stadien, über welche ich verfügen konnte, ermächtigen nicht zu einem abschließenden Urtheile. Dass aber *Heptanchus* in der Frage

der Occipitalmetameren und der branchialen Kopfnerven hinter *Torpedo* in Aufhellung archaistischer Verhältnisse zurückbleibt, das lässt sich schon aus den vorliegenden, der Untersuchung zugänglich gewordenen Stadien erkennen. Und gerade für diese Fragen hoffte die vergleichende Anatomie von der Untersuchung der Ontogenese der Notidaniden Aufklärung, ja wohl umfassende Bestätigung ihrer Anschauungen und Doctrinen. Und so würde GEGENBAUR wohl wieder seine Lieblingswendung gebrauchen und erklären: die Ontogenie habe die Grenzen ihrer Erfahrungen auch bei dieser Gelegenheit wieder als sehr enge kennen gelehrt und habe nichts aufgedeckt, als was die anatomische Untersuchung auch schon gezeigt habe.

Darauf ließe sich dann eben erwidern, dass die vergleichende Anatomie gar nicht in der Lage sei, beurtheilen und voraussagen zu können, welche Aufschlüsse die Ontogenie dieser oder jener Form für diese oder jene Frage bieten dürfte, noch weniger aber die Competenz besitze, von vorn herein irgend einer Gruppe oder Art als »abgeleiteter« oder als »primitiver« besonderes Zutrauen für Übermittlung palingenetischer oder cänogenetischer Embryonalverhältnisse entgegen zu bringen. Wie die eigentliche Geschichtsforschung, d. h. die der Cultur- und politischen Geschichte, unterliegt allerdings auch die Geschichtsforschung der Organismen, speciell die der Wirbelthiere, der Quellenkritik — aber Wer diese Kritik anzustellen habe, mit welchen Kriterien sie zu handhaben sei, das bleibt einstweilen noch völlig unbeantwortbar. Wenn sich aber die vergleichende Anatomie so gerirt, als sei sie im Besitz dieses Steins der Weisen, und wenn in den GEGENBAUR'schen und fast noch mehr in den FÜRBRINGER'schen »kritischen« Aufsätzen zum Überdruss wiederholt wird, dass sich »die vergleichende Anatomie als die Führerin im Labyrinthe der ontogenetischen Angaben, als der Prüfstein für den Werth ihrer Befunde erweise« (FÜRBRINGER l. c. pag. 689), oder wenn mit gravitätischem Ernst versichert wird, dass, was die Ontogenie für die Lösung phylogenetischer Fragen biete, »einen Wirrwarr von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben bilde, die an sich für die Lösung höherer und weiter greifender phylogenetischer Probleme nicht ausreichen«, die vergleichende Anatomie aber »als ältere, auf mehr gesicherter Basis stehende, tiefer und weiter blickende Schwester den rechten Gradmesser für den Werth der einzelnen ontogenetischen Ergebnisse abgäbe« etc. etc., so kann man sich schwer des Lächelns enthalten.

Dass Gegenbaur durch seine historische Stellung an der Schwelle der modernen, auf evolutionistischer Basis neu errichteten Morphologie sich als summus moderator studiorum morphologicorum fühlen konnte, ist ja wohl begreiflich, obgleich die von ihm begangenen nicht geringen Competenzüberschreitungen desshalb nicht weniger anfechtbar blieben — wenn nun aber auch Fürbringer anfängt, sich für morphologische Fragen als Minos, Aeakos und Rhadamanthos in einer Person zu betrachten, und von der in seinen Augen erhabenen Stellung als vergleichender Anatom aus sich erlaubt, Censuren für die Ontogenie und die Ontogenetiker auszustellen, so wird es gewiss sehr heilsam und ernüchternd wirken, dass gerade auf den zwei Problemgebieten, auf welchen die vergleichende Anatomie sich selbst als besonders competent, die Ontogenie aber als nahezu impotent ansah, auf dem Gebiete der Occipitalsomite und -Nerven und in der Frage nach der Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven, die Ontogenie Thatsachen ans Licht förderte, welche nicht nur wesentlich Neues brachten, sondern auch sehr geeignet erscheinen, die Folgerungen und Doctrinen der vergleichenden Anatomie als unbegründet und irreführend zurückzuweisen und einer ganz anderen, nahezu entgegengesetzten Auffassung Thor und Thür zu öffnen.

Litteraturverzeichnis.

1. Wijhe, J. W. van, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven der Selachier. in: Verh. Akad. Amsterdam Deel 22 pag. 1 ff.
2. Killian, G., Zur Metamerie des Selachierkopfes. in: Verh. Anat. Ges. 5. Vers. 1891 pag. 85 ff.
3. Severtzow, A., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. 1. Die Metamerie des Kopfes des electrischen Rochens. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 12 1899 pag. 197 ff., 393 ff.
4. Rabl, C., Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 104 ff.
5. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. in: Festschrift Gegenbaur Leipzig 3. Bd. 1897 pag. 349 ff.
6. Braus, H., Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. 1. Theil. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. in: Morph. Jahrb. 27. Bd. 1899 pag. 415 ff.

7. Neal, H. V., The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31 1898 pag. 147 ff.
8. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 1. Bd. Leipzig 1898.
9. Hensen, V., Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. in: Arch. Path. Anat. 31. Bd. 1864 pag. 51 ff.
10. Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. in: Bijdragen Dierkunde Amsterdam 15. Afl. 1888.

Buchstabenerklärung.

abd Nervus abducens.
abd.r.recur Ramus recurrens des Abducens.
abd.W Abducenswurzel.
Abg.Ect Abgeworfene äußere Ectodermschichten der Seitenlinie.
acc.(n.acc) Nervus accessorius.
Achs Anfänge der Achsencylinder.
Amp Ampullen der Schleimcanäle.
Amp.Gg Ampullengänge.
Amp.Md Mündung der Ampullengänge.
Art und *Art.vert* Arteria cerebrospinalis.
Basal.Pl Basalzellplatte der Ampullennerven.
Ch Chorda dorsalis.
Comm Verbindendes Stück der Ganglienleiste zwischen Vagusplatte und Spinalganglienleiste.
Cu Cutislamelle der Somite und aus ihr hervorgehende Zellen.
d.Bl Dorsale Blasen der Urwirbel.
d.sp.Gl Dorsale Spinalganglien.
d.sp.n Dorsale Spinalnerven.
Ect Ectoderm.
Ent.K Entodermkuppe, d. h. blindes Ende des Vorderdarmes, das mit Chorda und Prämandibularhöhle in Verbindung steht.
Fbr Faserbrücken der Seitenhornfasern der Vagusplatte.
Gl. u. *Ggl* Ganglienleiste.
Glph Nervus glossopharyngeus.
Glph.mot Motorische Fasern des Glossopharyngeus.
Glph.sens Sensible Fasern des Glossopharyngeus.
Glph.W Glossopharyngeuswurzel.
Hy Hyoidkiemensack.
Kpfpl Kopfplatten des Medullarrohres.
L Nervus lateralis.
LL Lateralisfasern.
LW Lateraliswurzel.
LZH 1 u. *2* Zellen, die den Lateralisfasern hinter dem eigentlichen Lateralisganglion angelagert sind.
Mdh Mandibularhöhle.
Mes Mesodermzellen.
ML Mediale Lamelle der Vagusplatte.
M.subsp Musculus subspinalis.
N.acc Nervus accessorius.
N.buc Nervus buccalis.
O Ohrblase.
Pla Placodenzellen.
Sbch Subchordaler Strang.
Schw.K Schwann'sche Kerne.
SHF Seitenhornfasern.
SHZ Seitenhornzellen.
Sp.Ggl Spinalganglien.
Spl Seitenplatten.
Spr.S Spritzlochsack.
Str Zellstränge der Ampullennerven.
T Tasche der Seitenlinien-Lateralisbildung.
ventr.Ect Ventrales Ectoderm des Vorderkopfes.

Vg Vagusnerv.
Vg.Ggl.sp Vagusspinalganglien.
Vg.m.Sh.W Motorische Seitenhornwurzeln des Vagus.
Vg.Pl Vagusplatte.
Vg.W Vaguswurzel.
Vn Vorniere.
v.sp.n ventrale Spinalnerven.
p, q, r, s, t, u, v, w, x, y, z bezeichnen im Anschluss an die FÜRBRINGER'sche Benennung die Occipitalurwirbel.
1, 2, 3, 4, 5 bezeichnen die vordersten Rumpfurwirbel.
I—VII bezeichnen die Kiemensäcke.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Fig. 1—8. *Mustelus laevis.* Embryo von 1,7 mm Länge. Sagittalschnitte vom Präparat XXVIII 625, II 2, 4, 5, 8, 11, 12, 19, 20. Vergr. 95.

Fig. 9. Derselbe Embryo, aus den Schnitten 16—19 combinirt, um ihn in ganzer Länge darzustellen. Vergr. 95.

Fig. 10. *Mustelus laevis.* Embryo von 2,5 mm Länge. Präparat XXVIII 623, I 18—26, aus 5 Schnitten combinirt. (Die Schnitte sind schräg gefallen, dorsalwärts näher der Mitte, als ventralwärts.) Vergr. 95.

Fig. 11. *Mustelus laevis.* Embryo von 5 mm Länge. Präparat XXVIII 617, II 16—19 aus 4 Schnitten combinirt. Die Vagus-Glossopharyngeusplatte liegt über den Occipitalurwirbeln *v—t*, seitlich würde sie aber nur die von der Klammer eingefasste Partie bedecken, deren hinterer Pfeil die caudale Grenze des Vagus, der vordere die des Glossopharyngeus anzeigt. Von den Rumpfsomiten 1—4 gehen die Vorniere und der Urnierengang aus. Vergr. 95.

Tafel 2.

Fig. 1—9. *Mustelus laevis.* Embryo von 4 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXVIII 629, I 15—23. (Fortsetzung Taf. 3 Fig. 1—3.) Vergr. 190.

Es ist besonders wichtig, in den Figuren 2—9 die allmähliche Trennung des vorderen Abschnitts des Somits *v* von dem Haupttheil desselben zu verfolgen, welche zu einer völligen Trennung führt: dieser vordere Abschnitt ist mit v_1 bezeichnet. Ferner ist das Vorhandensein eines ganz dünnen, dem Ausfluss nur einer Medullarzelle gleichkommenden ventralen Spinalnerven für *u* auf der rechten Seite der Fig. 5 von Interesse. Zum weiteren Verständnis dieser Tafel lese man pag. 13 nach. Fortsetzung der Schnitte dieses Embryos auf

Tafel 3.

Fig. 1—3. *Mustelus laevis.* Embryo von 4 mm Länge. Präparat XXVIII 629, I 23—25. Fortsetzung der Schnitte, die auf Taf. 2 abgebildet sind. Vergr. 190.

Fig. 4 u. 5. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 2,6 mm Länge. Schräge Horizontalschnitte. Präparat XXVII 136, II 12, III 3 zeigt die Auflösung der

Somite *u*, *v*, *w* in unregelmäßige Abschnitte, deren Zugehörigkeit zu dem einen oder dem anderen Somit auf den verschiedenen Schnitten wechselt. Vergr. 95.

Fig. 6—9. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 10 mm Länge. Präparat XXV 72, II 2, 4, 7, 12. Diese Schnitte zeigen, wie die Somite *v*, *u*, und *t* zu einer langen, auf Fig. 9 dargestellten Einheit verschmelzen. Vergr. 130.

Tafel 4.

Fig. 1—3. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 7,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXV 41, III 10, 11, Fig. 3 II 14—III 1 aus 3 Schnitten combinirt. Die Schnitte zeigen die Lagerung der Somite *w*, *v*, *u* und *t* im Verhältnis zur Vagusplatte und die Reste der ventralen Spinalnerven von *v* und *w*. Vergr. 95.

Fig. 4. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 11 mm Länge. Sagittalschnitt (derselbe ist falsch gelagert: die linke Seite ist die Rückseite und hätte die obere sein sollen). Präparat XXV 121. V combinirt aus 1—3. Oben bei (*vg*) läuft die Vagusplatte aus und schließt sich an die Ganglienleiste (*Ggl*) an, von welcher das rudimentäre Spinalganglion für *v* (*d.sp.G.v*) nach rückwärts abgeht und mit dem viel stärkeren für *w* (*d.sp.G.w*) zusammenschmilzt. Bei *r.sp.n* der ventrale Spinalnerv für *v*. Vergr. 130.

Fig. 5. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 14 (?) mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXV 80. I combinirt 2—4, um die großen dorsalen Blasen der Urwirbel zu zeigen (*d.Bl*). Vergr. 95.

Fig. 6. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXV 51, III 12 zeigt die große dorsale Blase des Somits *v*. Vergr. 95.

Fig. 7. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 10 mm Länge. Horizontalschnitt durch den Rumpf. Präparat XXV 72, I 15 zeigt die dorsalen Erweiterungen der Rumpfsomite. Vergr. 95.

Fig. 8. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 23 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXV 5, combinirt aus I 9, 10, II 1—6. Diese Figur, die aus 8 Schnitten zusammengesetzt ist, zeigt die 7 Wurzeln des N. abducens (*abd.IV*), welche nach links (vorn) in den eigentlichen Abducens (*abd*) führen, während nach rechts (hinten) der Ramus recurrens (*abd.v.recurr*) bis in das Myotom *r* des Musc. subspinalis läuft. Vergr. 95.

Tafel 5.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 2 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 2, I 19 zeigt die ungleiche Größe und Zahl der Urwirbel auf beiden Seiten des Embryos. Vergr. 190.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Embryo von 1 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 299, I combinirt aus den sechs Schnitten 20—25. Missgeburt mit Verdoppelung der Chorda und einer dritten, unpaaren Urwirbelreihe. Vergr. 95.

Fig. 3—5. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 45, III 6, 7 u. 8 zeigt, wie in anormaler Weise verschmolzene oder unvollkommen getheilte Rumpfsomite die Bilder wiederholen, welche die Occipitalsomite darbieten. *a* ein Urwirbel mit zwei von

ihm ausgehenden Seitenplattenabschnitten, β zwei Urwirbel, welche auf halber Höhe mit einander communiciren. Vergr. 130.

Fig. 6—7. *Torpedo ocellata.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 75, I 17, 18 zeigt die Occipitalsomite *w* und *v* in ähnlicher Weise verschmolzen, wie die Rumpfsomite der vorhergehenden Figuren, d. h. zwei Urwirbel auf einem Seitenplattenabschnitte. Vergr. 130.

Fig. 8—10. *Torpedo ocellata.* Embryo von 2 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 7, I 10—12 zeigt verschmolzene oder unvollkommen getheilte Occipitalurwirbel α und β, von denen nicht bestimmt zu sagen ist, ob sie *t* und *u* oder *u* und *v* entsprechen. Vergr. 130.

Fig. 11—12. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 84, IV 12, 13 zeigt bei α einen jener ganz kleinen Urwirbelreste zwischen den größeren Occipitalurwirbeln. Vergr. 130.

Fig. 13 u. 14. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 85, I 1, 2. Unvollkommene Theilung vorderer kleiner Occipitalurwirbel. Vergr. 130.

Fig. 15. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 86, IV 17. Die vorderen kleinen Occipitalurwirbel unvollkommen getheilt und im Übergang zum Mesoderm des Vorderkopfes Vergr. 130.

Fig. 16a—16c. *Torpedo marmorata.* Embryo von 3,5 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 89, II 7, 8, 11 zeigt die ungleiche Gliederung der Occipitalsomite in den verschiedenen Schnittebenen, welche durch die Linien 1—10 angedeutet sind. Bei 16a liegen zwischen den Linien 1—8 sieben bis acht Somite, während bei 16c, näher der Medianebene nur sechs Myomeren sich finden — ein Beweis, dass Verschmelzung stattfindet, offenbar zwischen den Linien 3—6. Vergr. 130.

Tafel 6.

Fig. 1—7. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 83, II 6, 4, 3, I 16, 13, 11, 9, 7 zeigt die gesammte Gliederung des Kopfmesoderms. Vergr. 160.

Tafel 7.

Fig. 1—2. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 92, III 16 u. IV 2 zeigt, wie die beiden Somite *t* und *s* lateralwärts geschieden, medialwärts verschmolzen sind. Vergr. 160.

Fig. 3—6. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 80 zeigt zwischen den Occipitalsomiten bei α ein ganz kleines ähnlich wie auf Taf. 5 Fig. 11 u. 12. Vergr. 160.

Fig. 7. *Torpedo marmorata.* Embryo von 1,8 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 281 zeigt die ungleiche Größe und Zahl der Occipitalsomite auf beiden Seiten des Embryos. Vergr. 190. (Vgl. Taf. 5 Fig. 1.)

Tafel 8.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 11 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 63, III combinirt aus Schnitt 5—12. (Kopfende des Embryos nach oben gerichtet, links der Rücken.) Die Abbildung zeigt die

Occipitalsomite *w—y* an ihrer medialen Seite durchschnitten. Die drei ventralen Spinalnerven stehen in Verbindung mit den Resten der zugehörigen dorsalen Spinalganglien, welche ihrerseits mit einander in Faserzusammenhang getreten sind, aber keine Wurzelfasern mehr in das Centralnervensystem entsenden. Vergr. 190.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Derselbe Embryo wie die vorige Figur. Präparat XXXVIII 65, I 5 zeigt dieselben Bildungen auf der anderen Seite; es ist aber zu bemerken, dass die Reste der dorsalen Spinalganglien (*d.sp.n*) sich nicht genau den Somitgrenzen anpassen. Der Schnitt ist eben so gelagert wie der vorige, die Rückenseite liegt links. Vergr. 130.

Fig. 3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 11 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 93, combinirt aus II 16 und III 1—5, zeigt die von der Glossopharyngeus- und Vagusplatte abgehenden dorsalen Spinalnervenreste (*d.sp.n*) und das abgeschnürte hintere Stück des Vagus (Vg_1). Vergr. 95.

Fig. 4—6. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVIII 138, II 4, 7, 11, 12. Diese Schnitte zeigen bei (*Vg.Sp.G*) einen Rest der Vagusspinalganglien, bei Vg_1 die hinten abgetrennte isolirte Vaguspartie, bei *Cu* die die Vagusplatte durchbrechende Cutiswucherung. Vergr. 190.

Fig. 7 u. 8. *Torpedo ocellata.* Embryo von 18 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 4, II 1, 2, 7, I 4—7. Die dorsalen Spinalnerven, welche von dem 1. Vagusganglion zu der Urwirbelmuskulatur gehen. Vergr. 130.

Fig. 9. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 106, II 1—4. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 10. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 128, I 4. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 11. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 130, I 11. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 12. *Torpedo ocellata.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 26, III 6. Dasselbe wie Fig. 7.

Fig. 13. *Torpedo marmorata.* Embryo von 10 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXIII 205, III 9, 10. Dasselbe wie Fig. 7.

Tafel 9.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 122, III 3 zeigt die Glossopharyngeus-Vagusplatte, welche caudalwärts bis an das Somit *v* reicht. Den Somiten *w*, *v*, *u*, *t* liegen auf ihrer inneren Seite Reste von Spinalganglien an, von welchen die beiden letzteren als Vagusspinalganglien zu bezeichnen sind. An das Vagusspinalganglion von *t* begiebt sich ein letzter Rest eines motorischen Spinalnerven (*v.sp.n*); ein gleicher Rest findet sich im Somit *v*. Bei *Art.cer.t* ist die Arteria cerebrospinalis angeschnitten. Vergr. 160.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 137, I 25 die linke Seite der Figur, I 26 die rechte Seite. Zeigt auf der linken Seite die Vagusspinalganglien neben *u* und *t* verschmolzen und in derselben Sagittalebene, wie die Spinalganglien für *v* und *w*; auf der rechten Seite sieht man die Ganglienleiste durch die Commissur (*Comm*) in die laterale Vagusplatte einmünden, auf der

inneren Seite der Somite *u* und *t* wiederum die zugehörigen Vagus-spinalganglien. Vergr. 130.

Fig. 3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 24, III 7. (Die beiden Hälften des Medullarrohrs sind bei dieser Figur in der Mitte an einander gerückt worden, um Raum zu sparen.) Es ist bemerkenswerth, dass auf der linken Seite 3 Somite, auf der rechten aber nur 2 auf der Strecke neben der Vagusplatte zu sehen sind; ich habe jedem Myotom seinen Buchstaben gegeben, und so kann man sehen, dass die Buchstaben beider Seiten nicht dieselben Bildungen bezeichnen; so ist es auch mit den Somiten der Squaliden, welche sich mit jenen vom *Torpedo* nicht decken. Bei *Cu* durchbricht ein seitlicher Auswuchs der Cutislamelle die Vagusplatte und sondert dieselbe in entsprechende metamere Abschnitte. Vergr. 130.

Fig. 4—9. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXIII 24, III 1—6. Derselbe Embryo wie Fig. 3, aber nur die linke Seite. Die Schnitte zeigen dorso-ventralwärts die Lagerung der Somite neben der Vagusplatte, Fig. 9 bei *Cu* die Durchbrechung der Vagusplatte durch die Cutislamelle von *t* und weiter nach vorn die Lücke zwischen Glossopharyngeus und Vagusplatte gleichfalls bei *Cu*. Man sieht besonders deutlich, wie das Somit *u* hinten den Vagus umfasst, ehe sein Haupttheil mit dem Myotom medialwärts vom Vagus sich lagert. Vergr. 130.

Fig. 10 u. 11. *Torpedo marmorata.* Embryo von 3 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 272, I 29, 31 zeigt die antimerische Ungleichheit der Somitgliederung. Auf der linken Seite ist das Somit *u* auf der dorsalen Hälfte in zwei Somite (*u* und u_1) getheilt, ventralwärts verschmelzen beide zu 1 Myotom; auf der rechten Seite geschieht das auch schon auf der dorsalen Hälfte. Vergr. 130.

Tafel 10.

Fig. 1—5. *Scyllium canicula.* Embryo von 1,5 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVII 571, I 3—7. (Die Richtung der Figuren sollte umgedreht sein: das Kopfende ist auf der unteren Seite!) Diese Schnitte zeigen die unvollkommene Scheidung der Occipitalsomite. Da der Embryo noch zu jung ist, um mit Sicherheit die Occipitalsomite zu bezeichnen, es aber nur darauf ankommt, denselben Urwirbel durch die Schnitte hindurch zu verfolgen, so reicht jeder Buchstabe dazu aus. Ich habe desshalb die griechischen Buchstaben benutzt und verweise darauf, dass in Fig. 3 ein verschmolzenes Somit die beiden in Fig. 1 u. 2 noch getrennten Urwirbel β und γ darstellt, während Fig. 4 und 5 gleichfalls ein verschmolzenes Somit $\zeta\ \eta$ aufweist, welches den in Fig. 3 noch getrennt vorhandenen ganzen Urwirbel ζ und daran geschlossenen halben η enthält. Zwischen ζ und η fehlt die Hinterwand des Urwirbels η (man erinnere sich, dass die Figuren verkehrt gelagert sind!) Vergr. 205.

Fig. 6. *Scyllium canicula.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVII 479, II 9, 10 zeigt die Somite *u* und *t* in cellulärer Verbindung und vor *t* Andeutungen kleinerer Urwirbel, die aber unregelmäßig gestaltet und mit einander verbunden sind. Vergr. 190.

Fig. 7. *Scyllium catulus.* Embryo von 7 mm Länge. Combinirte Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 80, VI 16, 17, 18 zeigt das Occipitalsomit *w* aus zwei kleineren Somiten zusammengesetzt, welche aber beide zusammen nur 1 größeres Myotom produciren. *v* ist von derselben Größe, lässt aber eine ursprüngliche Zusammensetzung nicht mehr erkennen. Vergr. 95.

Fig. 8—16. *Scyllium catulus.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 34 zeigt die Occipitalsomite und einige darauf folgende Rumpfsomite. Die ventralen Seitenplattenabschnitte zeigen besonders bei Somit *v* seine ursprüngliche Combination aus zwei Metameren. Vergr. 95.

Tafel 11.

Fig. 1—7. *Scyllium catulus.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 34 (derselbe Embryo auf Taf. 10 Fig. 8—16) zeigt, wie die Somite *v* und *y* combinirt sind, dass aber die Myotome davon keine Kunde geben, sondern nur die seitlichen Abschnitte. Vergr. 130.

Fig. 8—13. *Scyllium catulus.* Embryo von 5 mm Länge. Schräge Schnitte. Präparat XXXVI 85, I 10—12, II 1—3. Schnitte durch den Rumpf, um die ungleiche Vertheilung der dorsalen und ventralen Somittheile zu zeigen, welche auf anomale Theilung resp. Verschmelzung schließen lassen. Vergr. 130.

Tafel 12.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 0,9 mm Länge. Horizontalschnitt. XXXIV 90, I 13. Vergr. 170.

Fig. 2. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 2,7 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XV 653, III 7, 8, 9, combinirt, zeigt die von den Autoren als primitiv und normal angesehenen Occipitalsomite *t—v*, welche hier keine Spuren von Verschmelzung erkennen lassen. Vergr. 190.

Fig. 3. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 3,2 mm Länge. Combinirter Sagittalschnitt. Präparat XV 708, II 5, 6, 7 zeigt dieselben Somite, aber in wesentlich verschiedener Größe und Gestalt, welche auf die ursprüngliche Combination und Verschmelzung schließen und sich kaum mit bestimmten Buchstaben bezeichnen lassen. Vergr. 190.

Fig. 4. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 3,2 mm Länge. Combinirter Sagittalschnitt. Präparat XV 658, II 1, 2 zeigt in noch anderer Weise die Größe und Gestalt der Occipitalsomite, zugleich die Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms. Vergr. 190.

Tafel 13.

Fig. 1—3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 9 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVIII 117, I 1, 2, 4. Diese Schnitte weisen die Vagus- und Glossopharyngeus-Spinalganglien- resp. Nervenreste auf, welche an der Innenseite der betreffenden Platten bei *Vg.Sp.Gl* zu erkennen sind. Vergr. 160.

Fig. 4. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 103, II 6, 7 zeigt ein Vagusspinalganglion neben dem Somit I.

Dicht daneben ist ein anderer Zellhaufen, welcher aber der Wandung der Arteria vertebralis angehört, die bei *Art* angeschnitten ist. Vergr. 190.

Fig. 5. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXVII 359, III 4 zeigt das Einlaufen von Wurzelfasern des 2. Vagusastes in das Medullarrohr, dessen Längs- und Querfasern mitsammt den sogenannten Gerüstzellen zurückgedrängt werden. Vergr. 440.

Fig. 6. Derselbe Embryo 360, I 1, 2 zeigt die Einmündung der Glossopharyngeuswurzeln in das Medullarrohr. Der vorderste, frontalwärts gerichtete Wurzelstrang bildet die Wurzel des N. lateralis. Vergr. 360.

Fig. 7. *Mustelus vulgaris.* Embryo von ca. 22 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat von Mayer 16, I 7. Der Schnitt geht durch die obere Hälfte der Wurzelfaserknäuel des 3. Vagusastes. Alle Medullarzellen und Fasern sind durch dieselben zurückgeschoben worden. Vergr. 440.

Fig. 8. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Horizontalschnitt. Dasselbe Präparat wie Fig. 5. Dieser Theil des Schnittes zeigt die motorischen Fasern, welche aus dem Medullarrohr von unten in das Wurzelknäuel des Vagusastes eindringen, in welchem sie gesondert nicht zu erkennen sind.

Fig. 9 u. 10. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18 (?) mm Länge. Querschnitt. Präparat von Mayer 4, IV 2. Fig. 10 zeigt einen Querschnitt in der Gegend dicht hinter den letzten Wurzelsträngen des Vagus, an denen ein dorsalwärts gerichteter Zellfortsatz (ob Rest der ursprünglichen Verbindung mit Hinterzellen?) zu erkennen ist, der in Fig. 9 360 mal vergrößert ist.

Fig. 11—14. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Querschnitte. Mayer 4, VII 2 (von hinten gezählt) zeigt die Einmündung des Glossopharyngeus auf der Höhe der durchschnittenen Ohrblase. Fig. 11 Situationsbild. Vergr. 51. Fig. 12 zeigt die Einmündung des Glossopharyngeus, (*LW*) die Wurzel des Lateralis, (*Glph.sens*) die sensiblen Wurzelfasern, Fig. 13 (mehrere Schnitte nach dem vorhergehenden) die durchschnittenen Lateralisfasern (*L*), die sensiblen (*Glph.sens*), die motorischen Glossopharyngeusfasern (*Glph.mot*). Fig. 14 (wieder mehrere Schnitte weiter caudalwärts) Schnitt durch die Glossopharyngeus-Vagusplatte zwischen Glossopharyngeus und 1. Vagus; *a* Schnitt durch die Lateralisfasern. Vergr. 360.

Tafel 14.

Fig. 1—3. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXV 52. Vergr. 160.

Fig. 3 zeigt das Situationsbild (Vergr. 20) der in die Lateralisbahn eingeschalteten kleinen Nerven- oder Ganglienzellhaufen (*LZII*), welche auf der Höhe der Somite *w* und *x* den Fasern des Lateralis angelagert sind, während das Vagus-Lateralisganglion *Vg* mit dem Somit *u* aufhört.

Fig. 1 zeigt die rechte Seite dieses Embryos bei 250facher Vergrößerung.

Fig. 2 zeigt die linke Seite dieses Embryos bei 250facher Vergrößerung.

Fig. 4. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 10 mm Länge. Querschnitt. Präparat XXVII 124, IV 14. Auf diesem Schnitt erkennt man bei *SHZ* die blassen Seitenhornzellen, welche sich mit ihrer Längsachse dorsalwärts

richten und mit Fasern im Zusammenhang stehen, die bei *SHF* austreten. Diesem Austritt gegenüber liegt die wahrscheinlich abgerissene Fortsetzung derselben in der medialen Lamelle (*ML*) der Ganglienleiste bei *Fbr*. Die mediale Lamelle lässt sich noch deutlich auf der Innenseite des aus Placodenzellen bestehenden Ganglion (*Pla*) erkennen, während die laterale Lamelle (*LL*) auf der Spitze des Ganglions sich mit den Placodenzellen verbindet. Vergr. 190.

Fig. 5. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 18 (?) mm Länge. Querschnitt. Präparat Sammlung Mayer 2, VII 15. Schnitt durch die hintere Partie der Seitenlinientasche am Rumpf, auf der Höhe des Afters, *L* Ende des Nervus lateralis, das im Ectoderm liegt und sich erst aus dem Plasma der Ectodermzellen die Materialien zum Weiterwachsen schafft, *Abg.Ect* die äußere, abgespaltene Schicht des Ectoderms, *T* der Hohlraum der Tasche. Vergr. 405.

Fig. 6. Derselbe Embryo 2, XII 1. Schnitt durch einen weiter frontalwärts gelegenen Theil des Rumpfes, auf dem die Lateralisbahn schon deutlicher umgrenzt ist. Vergr. 405.

Fig. 7—10. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 12 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXVII 350, I 30—33. Diese Schnitte zeigen die ersten Faserzusammenhänge zwischen Glossopharyngeus-Vagusplatte und Medullarrohr. Bei α sieht man den Anfang der Verbindung des Lateralis, bei β verschiedene Verbindungen mit den oberen Zellen der Vagusplatte. Vergr. 450.

Fig. 11. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXVII 356, II 18 zeigt die caudalwärts wachsende Seitenlinie resp. Lateralisanlage an ihrem hintersten, über der Vorderflosse angekommenen Ende. Die Lateralisfasern sind eben erst in dem Anfangstheil des stark verdickten Ectoderms differenzirt, an dessen den Boden der Tasche bildenden Abschnitte die Ectodermzellen (L_1) starke Vermehrung erleiden, aber noch keine Fasern gebildet haben. Die doppelte Schicht der abgelösten äußeren Ectodermmembran (*Abg.Ect*) geht hinter der Tasche *T* bei *x* in das einfache Ectoderm über. Vergr. 405.

Fig. 12. Derselbe Embryo 356, II 18. Horizontalschnitt durch das Seitenlinienectoderm an einer mehr frontalwärts gelegenen Partie des Rumpfes; die Faserbildung des Lateralis hat sich schon klarer definirt, die ursprünglich senkrecht gerichteten Kerne laufen mit den Fasern parallel. Vergr. 150.

Fig. 13. Derselbe Embryo 356. II 24. Horizontalschnitt durch den Anfangstheil des Lateralis, wo er mit den Zellen des Vagusganglion zusammenhängt. Bei *L* sieht man die von den vorderen Vagusganglien in den Gesammtlateralis übergehenden Fasern. Vergr. 150.

Fig. 14. *Pristiurus melanostomus*. Embryo von 28 mm Länge. Querschnitt. Präparat XXXIV 825, VIII 5—10 combinirt. Dieser Querschnitt geht durch den Vordertheil der Schnauze, vor der Nasengrube. Der Nerv ist der N. buccalis, dessen Äste und Zweige von den durchschnittenen Ampullenköpfen (*Amp*) herstammen. *Amp.Gg* Ampullengänge, deren einer bei *Amp.Md* auf dem Ectoderm ausmündet. Vergr. 95.

Fig. 15. *Pristiurus melanostomus*. Embryo von 30 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIV 819, I 4. Dieselbe vordere Schnauzenregion, deren

Ampullen und anhängenden Nervenzweige durch den Horizontalschnitt quer getroffen sind. *Amp* Ampullen, *N.buce* Zweige des Nerv. buccalis. Vergr. 180.

Tafel 15.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 30 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIV 797, I, 1, 2. Eine dorsal vor der Ohrblase gelegene Ampulle mit aus ihr hervorwachsendem Zweige des N. ophthalmicus superficialis. Vergr. 190.

Fig. 2. Derselbe Embryo 796, III 8. Eine an derselben Stelle, wie Fig. 1, gelegene Ampulle mit Zweig des N. ophthalmicus superficialis. Die Abbildung zeigt die einzellige Wandung der Ampulle an dem Theile, welcher dem Ampullengang sich anschließt, während der Ampullenboden mehrfache Zellenschicht aufweist, aus welcher der anhängende, in der Bildung begriffene Zweig des N. ophthalmicus oder die ihn bildenden SCHWANN'schen Zellen hervorgehen. Die Mesodermzellen liegen in netzförmiger Anordnung um das ganze Gebilde herum. Vergr. 480, ebenso Fig. 3—5.

Fig. 3. Derselbe Embryo 797, I 8.

Fig. 4. Derselbe Embryo 797, II 4; zeigt besonders zahlreiche Mitosen in der Basalplatte.

Fig. 5. Derselbe Embryo 796, III 4.

Alle diese Ampullenköpfe mit anhängenden Basalplatten und davon ausgehendem Strange sollen den unmittelbaren Zusammenhang und das Hervorgehen der in der Basalplatte und dem anhängenden Strange enthaltenen Zellen und Kerne aus der Ampulle deutlich machen. Die Mesodermzellen (*Mes*) umgeben die Ampulle, die Basalplatte und den Strang und liegen allen dreien oft dicht an, ohne mit ihnen zusammenzuhängen.

Fig. 6 u. 7. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 28 mm Länge. Querschnitte. Präparat XXXIV 825. Diese Schnitte zeigen Querschnitte durch eine Ampulle. Sie folgen sich mit Unterbrechungen in der Reihenfolge des griechischen Alphabets, wo α und β durch den Gang, γ, δ und ε durch die Ampulle, ζ und η durch die Basalplatte gehen. Vergr. 480.

Fig. 8 u. 9. Derselbe Embryo. Weitere Querschnitte durch eine andere Ampulle und den anhängenden zum N. buccalis gehörenden Strang. Die Schnitte α—ε gehen durch die Ampulle, die Schnitte ζ—$\varkappa$ durch den Strang und zeigen bei *Achs* durchschnittene hellglänzende Cylinder, die meist den Kernen des Stranges dicht angelagert sind. Auch Mesodermzellen (*Mes*) schmiegen sich den einzelnen Querschnitten dicht an, so bei δ, ζ, ι und $\varkappa$. Vergr. 480.

Fig. 10—12. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 30 mm Länge. Präparat XXXIV 819, I zeigt verschiedene Querschnitte durch einen zum Gebiet des N. buccalis gehörenden Strang. In diesen 480fach vergrößerten Querschnitten sieht man mit besonderer Deutlichkeit die hellglänzenden Cylinder, deren öfters 3—4 in einem Schnitte zu erkennen sind. Wahrscheinlich gehören sie aber verschiedenen Zellen an, deren Kerne indess außerhalb der betreffenden Schnitte gelegen sind. Vergr. 480.

Fig. 13. *Pristiurus melanostomus.* XXXIV 798, I 3 zeigt das Stück eines Stranges mit drei Kernen und zwei Mitosen; neben den Kernen sieht man Anfänge mehrerer hellglänzender Cylinder. Mesodermzellen liegen dicht daneben. Vergr. 780.

Fig. 14. *Scyllium canicula.* Embryo von 35 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVII 702, III 2 zeigt zwei Gänge und eine Ampulle mit davon ausgehendem Strange und überaus zellenreicher Basalplatte. Der Strang gehört zum Gebiet des N. ophthalmicus superficialis. Vergr. 190.

Fig. 15. *Scyllium catulus.* Embryo von 53 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat III 507, I 9. Diese Abbildung zeigt mehrere Ampullen aus dem Gebiet des N. ophthalmicus, welche bereits sehr lange Gänge (*Amp.Gg*) und noch längere Stränge (*Str*) gebildet haben, die durch gleichmäßig geformtes Mesoderm (*Mes*) hindurchziehen, um bis in die Nasengegend zu gelangen. Vergr. 95.

Fig. 16. Derselbe Embryo. Die unterste der auf Fig. 15 dargestellten Ampullen (*Amp.a*) 480fach vergrößert. Man sieht die für *Scyllium catulus* charakteristische Einschnürung zwischen Ampullenboden und anhängender Basalplatte (*Basal Pl*) des Stranges (*Str*), die in ersterer enthaltenen zahlreichen, regellos gelagerten Zellen, Kerne und Mitosen und allerhand unsichere Strang- oder Faseranfänge dazwischen. Mesodermzellen lagern sich der Ampulle und der Basalplatte mehrfach dicht an. Die Platte setzt sich in den langen Strang fort, von dem die folgende Figur genauere Kunde giebt.

Fig. 17. Derselbe Embryo. Ein Stück des langen, von der Basalplatte ausgehenden Stranges, der in seiner ganzen Länge aus an einander gereihten Zellen besteht, deren Zellgrenzen jedoch nicht kenntlich sind. Die Kerne sind gleichmäßig gestreckt, an ihren Polen sieht man häufig im Plasma Anfänge zur Bildung hellglänzender Cylinder, aber diese Differenzirung ist nirgends zu einer zusammenhängenden Formation durchgedrungen. Das Mesoderm zeigt viel sparsamere Kerne als der Strang selbst. Vergr. 480.

Fig. 18. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von unbestimmter Länge, ca. 35—40 mm. Präparat XV 557, I. Horizontalschnitt, welcher zwei bereits zu wirklichen Nerven entwickelte Stränge aus dem Gebiet der Ampullen des N. ophthalmicus superficialis darstellt. Die Kerne sind weiter von einander gerückt, als bei jüngeren Embryonen, und die hellglänzenden Cylinder, welche von jedem einzelnen Zellbezirk hergestellt werden, scheinen sich bereits an einander gefügt zu haben und eine durchgehende Nervenfaser zu bilden. Das Mesoderm umgiebt diese Stränge oder Fasern genau so, wie in früheren Stadien, ehe die hellglänzenden Cylinder zu erkennen waren. Vergr. 480.

Inhaltsangabe.

18. Studie. **Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Thatsächliches** (pag. 1—82).

Einleitung (pag. 1—4). — Traditionelle Auffassung, dass die Größe der Urwirbel rostralwärts zunähme (1). Van Wijhe, Hauptbegründer derselben; zweifelhaftes Verhalten der *Torpedo*-Embryonen (2—3). Nothwendigkeit erneuter Prüfung; Gegensatz der ontogenetischen und vergleichend-anatomischen Stellung zu morphologischen Problemen; Bezeichnungsweise der Somite im Einklang mit Fürbringer und Braus (3—4). Eigene Untersuchungen.

A. *Mustelus laevis.* Sagittalschnitte (4—10). Horizontalschnitte (10—17). Anlage ventraler Nerven (14).

B. *Mustelus vulgaris.* Sagittalschnitte (17—19). Horizontalschnitte (19—21). Anlage ventraler Nerven (22—25).

C. *Heptanchus cinereus.* Enttäuschung der Erwartungen, besondere Aufschlüsse aus der Ontogenie der Notidaniden zu gewinnen; nicht ausreichendes Material (25). Dorsale Blasenbildung der Somite; ventrale Nerven und dorsale Ganglienreste (26—27). Ramus recurrens des N. abducens, der den M. subspinalis innervirt (28).

D. *Torpedo ocellata.* Anfänge der Theilung des Mesoderms in Urwirbel (29). Schwierigkeiten, die ersten Urwirbel richtig zu benennen (29—30). Missbildung (31). Ungleichheit der Zahl der Urwirbel auf den beiden Seiten desselben Embryos (32—33). Ungleichheit der Zahl der Urwirbel auf den verschiedenen Horizontalebenen desselben Embryos (34). Unsicherheit in der Bestimmung des Anfangs der Vornierenbildung (37). Incongruenz der Occipitalsomite bei Squaliden und *Torpedo*; Schwierigkeit der Bezeichnungsweise Fürbringer's (38). Braus' Auffassung vom »Wandern« der Occipitalsomite (39). Ventrale Occipitalnerven (40). Dorsale Spinalganglienreste der Vagusplatte (40—42).

E. *Torpedo marmorata.* Schwierigkeiten der Beschaffung von Embryonen. Sagittalschnitte (43—49). Ungleichheit der Größe der Occipitalurwirbel (44—46). Allmähliches Eindringen unregelmäßiger Furchen zur Sonderung der Urwirbel; Hemmung dieses Vorgangs, wodurch Verschmelzung entsteht, zumal am Vorderkopf (46). Weitere Ungleichheit der Größe der Kopfurwirbel (47). Ungleichheit der Verschmelzung auf lateraler und medialer Seite (48). Ganz kleine, interpolirte Urwirbel (49). Horizontalschnitte (49—52). Ausbleiben der Trennung in Urwirbel an den lateralen Theilen des Vorderkopfmesoderms. Vermuthliche Ursache Raummangel durch Kopfbeuge (50). Weitere Ungleichheiten in der Größe der Occipitalsomite (51).

F. *Scyllium canicula.* Sagittalschnitte (52—59). Unregelmäßigkeit der äußeren Gestalt der Urwirbel (52). Unklarheit der Mesoderm-Metamerisation (53—55). Anklänge an die Formation der Occipitalsomite von *Torpedo*, wodurch dessen größere Ursprünglichkeit wahrscheinlich wird (55), nochmals die Anschauung von Braus über das »Wandern« der Occipitalsomite nach vorn; in Wirklichkeit schieben sich die Vagusganglien nach hinten (56—59). Horizontalschnitte (59—60). Anlage dorsaler und ventraler Occipitalnerven (60).

G. *Scyllium catulus.* Sagittalschnitte (61—64). Gliederung des Vorderkopfmesoderms (61). Ähnlichkeit mit *Torpedo* (62). Horizontalschnitte (65—68). Absonderung eines Theils der Vagusfasern (Accessorius) durch die Cutislamelle des Somits *u*, auch darin Ähnlichkeit mit *Torpedo*; Unwahrscheinlichkeit, dass es zwei verschiedene Typen der Metamerisation bei Squaliden und Batoiden gäbe (65—68). Dorsale und ventrale Occipitalnerven (68).

H. *Pristiurus melanostomus.* Große Variabilität und Unregelmäßigkeit der Somitbildung (69). Sagittalschnitte (69—77). Horizontalschnitte (77—80). Besonders junge Embryonen von 0,8—9 mm Länge. Anzeichen uranfänglicher Gliederung in Urwirbel auch am Vorderkopf (80—81). Anzeichen einer Gliederung des Ectoderms derselben (82).

19. Studie. **Vagus und Lateralis bei Selachierembryonen** (S. 82—138).

Einleitende Bemerkungen über den gegenwärtigen Stand der Frage nach dem Ursprung der Kopfganglien, Froriep, Beard, Goronowitsch (82—84).

A. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Torpedo ocellata* (84—115).

Anlage der Vagusplatte bei einem 4 mm langen Embryo (84). Scheidung in einen vorderen Abschnitt (Glossopharyngeusplatte) und einen hinteren (die eigentliche Vagusplatte) (85). Scheidung derselben in eine mediale und laterale Lamelle (86). Bildung der Vagusspinalganglien (88—103), abgetrennte Fasern der Vagusplatte an ihrem Hinterrande (Accessorius) (92). Durchbrechung der Vagusplatte durch Wucherungen der Cutislamelle der Somite (93). Netzstructur und Plasmadifferenzirung der Zellen der Vagusplatte (94). Beginn der Faserverbindung zwischen Medullarrohr und Vagusplatte (95). Ventrale Spinalnerven in Verbindung mit den Vagusspinalganglien (96). Wucherungen an dem Ganglienleistentheil des Glossopharyngeus (98) Weitere Vorgänge zur Faserverbindung zwischen Medullarrohr und Vagusplatte (99). Zutritt von Placodenzellen zum Glossopharyngeus (100). Abgliederung der einzelnen Ganglien der Vagusplatte durch Cutiselemente (101). Endliches Schicksal der Vagusspinalganglien (102). Merkwürdige Glossopharyngeus- und Vagusspinalnerven (102—103). Bildung der motorischen Seitenhornfasern (103—109). Bedeutung der Placodenzellen für die Bildung der Vagusganglien und ihrer Nerven (110—111). Beginn der Lateralisbildung im Ectoderm, des Schleimcanalastes des Glossopharyngeus und der Lateraliswurzel (111—115).

B. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Mustelus vulgaris* (115—138).

Keine Spur von Vagusspinalganglien (115). Vagusplatte bei Embryonen von 9 mm Länge, gleichfalls aus medialer und lateraler Lamelle bestehend (116). Wachsthum der medialen Lamelle geringer als das der lateralen, zu welcher bereits Placodenelemente getreten sind (117). Unsicherheit über Beginn der Faserbildung (118). Bildung der motorischen Seitenhornfasern im Innern des Medullarrohres an Querschnitten beobachtet (119—121). Plasmatische Brücken zwischen Vagusplatte und Medullarrohr (121—122). Beginn der Differenzirung von Achsencylindern (122). Langsames Wachsthum der motorischen Seitenhornfasern in der medialen Lamelle der Vagusplatte (122—123). Beginn der Lateralisbildung im Ectoderm (123). Plasmaverbindungen zwischen

Medullarrohr und Vagusplatte (124). Zunahme der weißen Substanz im Medullarrohr, Bildung der Achsencylinder in derselben (124). Trennung der medialen Lamelle in die einzelnen motorischen Nerven des Vagus (125). Verbindung des Lateralis mit den Vagusganglien (125). Bildung der Seitenlinie als canalartige Vertiefung des Ectoderms (126). Bildung der »Tasche«, d. h. des nach hinten an Rumpf und Schwanz wachsenden Theils des Lateralis (127). Allmähliche Zunahme des Lateralis durch Umwandlung von Ectodermzellen der Seitenlinie zu Nervenfasern (128—129). Möglichkeit, dass einzelne dieser Lateraliszellen sich zu Ganglienzellen entwickeln (130). Eindringen der Vagusfasern in das Innere des Medullarrohrs (130) und Auseinanderdrängen der Medullarzellen durch dieselben (131). Lateraliswurzeln an der dorsalsten Kuppe der Glossopharyngeusplatte (132—135). Dorsalwärts gerichtete Zellstränge an den letzten Vaguswurzeln (135).

Zur Entwicklung des Lateralis bei *Heptanchus* (136—137).

Ganglienartige Ansammlungen von Ectodermzellen hinter der Vagusplatte an den Lateralisfasern (136—137).

Über eine specifische Verbindung des Glossopharyngeusganglions mit dem 1. Vagusganglion bei Embryonen von *Scymnus lichia* (137—138).

20. Studie. **Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. v. Kölliker** (138—186).

Kurze Recapitulation der Ergebnisse der 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienzelle«. Erklärung meiner nachträglichen Zweifel über dieselben (138—140). Kölliker's Widerspruch (140). Beard's Rechtfertigung, der ich nicht unbedingt zustimmen kann (141). Kurze Recapitulation der 19. Studie (142). Remak-His-Kölliker'sche Ausläufertheorie; Hensen-Sedgwick-Gegenbaur-Fürbringer'sche Theorie vom uranfänglichen Zusammenhang der Nervenfasern mit ihren Endorganen im Embryo (143). Ectodermale Zellbrücken zwischen Kopfganglien und Schleimcanalectoderm (144—145). Befunde an Selachiern seit Balfour zu Gunsten der Zellkettentheorie (146). Zweifel, ob die Kerne an den entstehenden motorischen Nerven ectodermatisch oder mesodermatisch sind; Entscheidung durch die Schleimcanalnerven möglich (147—149). Thatsächliche Vorgänge bei ihrer Bildung (149—153). Ihre Unerklärlichkeit bei Annahme, dass die dabei betheiligten Zellen mesodermatisch seien (154—158). Das erste Gegenargument Kölliker's unzulänglich (158). Hensen und Goette über die Bildung von Nervenfasern aus Parenchymzellen resp. interstitiellem Bildungsgewebe (159—160). Das zweite Argument Kölliker's auf zweifelhafte Beobachtungen gegründet (160—163). Das dritte Argument zweideutig und unzureichend (163—164). Das vierte Argument, auf die Entstehung motorischer Nerven basirt, beweis-unkräftig wegen Schwierigkeit des Ursprungsnachweises der ihnen angehörigen Kerne (164—166). Die Abweichung der Ausläufertheorie schließt nicht die Annahme der Theorie vom uranfänglichen Zusammenhang von Nerv und Muskel ein (167). Formulirung der letzteren durch Hensen (167—169). Die Thatsachen der Schleimcanalnervenbildung damit confrontirt (169—170). Hensen's Theorie durch vergleichend-anatomische Gesichtspunkte gestützt (171). Gegenbaur's Aussprüche zu ihren Gunsten und gegen

His und Goette (172). Fürbringer erklärt sich gegen His (173) und erwartet von der Untersuchung des *Amphioxus* Aufklärung (174). Meinerseits schlage ich die Seitenhornfasern als Prüfstein für Hensen's Theorie vor (175). Zurückweisung der Bedenken a priori gegen das freie Auswachsen von motorischen Nerven (176—179). Unterschiede zwischen den Erscheinungen bei Selachiern und anderen Vertebraten (180). Harrison's Untersuchungen der motorischen Nervenentstehung bei Salmoniden (181—184). Anhang: Gurwitsch's Arbeit über die Bildung der Schwann'schen Scheide am Ischiadicus von Schafembryonen (184—186).

21. Studie. **Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Competenzconflict zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie** (186—263).

Ausgangspunkt der Untersuchungen über die Occipitalsomite (186—188). Die Lehre vom Größerwerden der Somite in frontaler Richtung ist irrig; es giebt am Kopf vielfach sehr kleine Somite (188). Rabl's Standpunkt kritisirt (189). Ursachen der Unregelmäßigkeit in der Bildung der Kopfsomite in ihrer Functionslosigkeit zu suchen (190—193). Unterschiede in der Zahl der Occipitalsomite bei Squaliden und *Torpedo*; da erstere nach Fürbringer und Braus »primitiver« seien, soll *Torpedo* »cänogenetische« Erscheinungen darbieten (193—194). Bestätigung meiner Angaben in der 15. Studie und Nachweis eines dabei von mir begangenen Fehlers durch Killian und Severtzow (194). Tendenz der vergleichenden Anatomie, unbequeme Argumente der Ontogenie durch das Schlagwort »Cänogenie« zu beseitigen (195). Wie lässt sich die größere Zahl der Somite bei *Torpedo* gegenüber den Squaliden erklären? Severtzow's Alternative (196—198). Schädelproblem und Kopfproblem (198—199). Bedeutung der Vagusplatte, Vornierenanfang und Ohrblase als topographisch wichtige Punkte (200). Unvollkommene Theilungen der Kopfsomite schon im allerersten Anfang zu constatiren (201). Schwierigkeiten ihrer Zählung (202). Severtzow's Hypothese des Einflusses der Körpergröße auf die Zahl der Kopfsomite unzureichend (203). Die Ungleichheit der Zahl der Kopfsomite zwischen *Torpedo* und den Squaliden erklärt sich durch die größeren Verschmelzungsprocesse bei letzteren, nicht durch die unbegründete Annahme eines nachträglichen Einrückens von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk bei *Torpedo* (204—206). Severtzow's Argumente für die vorausgesetzte Reduction der Kopfsegmente, die ihm zufolge nur am Ende der Reihe, nicht in der Mitte stattfindet (206—207). Irrthümliche Verwendung des M. rectus externus für diese Argumentation (208). Motive für die Verschmelzung der ursprünglichen Kopfsomite in dem Aufhören der Beweglichkeit der Segmente (210). Die Schwierigkeiten des ganzen »Problems« liegen nicht in den Thatsachen, sondern in den bisher geltenden Doctrinen (211). Gegenbaur's Unterscheidung von palingenetischen und cänogenetischen Abschnitten des Kopfes und seine Argumente dafür (211—215); der M. trapezius (216—217). Seine Bedeutung für diese Fragen (218—219). Gegenbaur fußt auf der Vergleichung mit *Amphioxus* und glaubt daraus, ein »Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk« als eine Thatsache ableiten zu können (219—225). Ontogenie und vergleichende Anatomie über den Vagus; Inconsequenzen der letzteren (224). Doctrina-

rismus FÜRBRINGER's in dieser Frage (225), der von cänogenetischen Verkürzungen spricht, die vor der sicheren Instanz der vergleichenden Anatomie nicht bestehen können (226). Die Lehren der vergleichenden Anatomie über die Homodynamie der Vagus- und Spinalganglien und über die Natur der »unteren« Vaguswurzeln halten den ontogenetischen Kriterien nicht Stand (227—228). KUPFFER's Entdeckung spinalartiger Nerven am Kopf des *Ammocoetes*; GEGENBAUR's Kritik derselben (228—229). KUPFFER's Entdeckung durch die in der vorliegenden Arbeit nachgewiesenen Vagusspinalganglien bei *Torpedo* bestätigt, es handelt sich dabei nicht um cänogenetische, vielmehr um durchaus palingenetische Zustände (230). FÜRBRINGER's weitere Erklärungen über die primitive Unzusammengehörigkeit der Myotome und Seitenplatten in der Vagusgegend (231) und seine Auffassung des Accessorius Willisii (233). Weitere Gegensätze vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Argumentationen bezüglich des M. obliquus superior und der Trochlearis-Kreuzung. FÜRBRINGER's Doctrin vom »Überwandern« dieses Muskels aus einem Antimer in das andere; die dagegen stehenden ontogenetischen Befunde beruhen ihm zufolge auf »cänogenetischen Vorgängen«, die über den wirklichen Thatbestand täuschen (234—236). Erklärung FÜRBRINGER's über das Verhältnis der vergleichenden Anatomie zur Ontogenie (237). An FÜRBRINGER gerichtete Fragen, wie man sich das »Überwandern« des M. obliquus superior aus einem Antimer in das andere begreiflich machen solle (237—239). Thatsächliches über die ontogenetischen Vorgänge bei der Bildung des M. obliquus superior und des Trochlearis (239—240). Zurückweisung der Erklärungsversuche durch Cänogenese (241). Die Quellen dieser Irrwege der vergleichenden Anatomie sind in GEGENBAUR's Anschauungen aus dem Jahre 1871 zu suchen (241—243). Bedeutung der neueren Untersuchungen über die Entwicklung des peripherischen Nervensystems für die Ermittlung der Metamerisation des Kopfes (244—248). Das Princip der Substitution von Organen (249). Zurückweisung jeder Homodynamie zwischen Spinalganglien und aus den Placoden stammenden Kopfganglien (251). Wahrscheinlichkeit, dass die Ganglienleiste und die Placoden des Kopfes mit dem Seitennerven zwei ursprünglich coordinirte, receptorische Nervensysteme gebildet haben (251—252). Abweichende Auffassungen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's von der Bedeutung der Kopfnerven (253—255). Schwierigkeiten der Ermittlung urgeschichtlicher Beziehungen der Seitenhornnerven zur Seitenplattenmuskulatur (256). Widerlegung meiner eignen in der 15. Studie geäußerten Vermuthung über Homodynamie und Alterniren der Vorderhorn- und Seitenhornnerven (257). Missverständnis von BRAUS bezüglich meiner damaligen Auffassung (258). Nochmalige Zurückweisung der Ansprüche der vergleichenden Anatomie, als höhere Instanz in morphologisch-phylogenetischen Fragen zu gelten (260—263).

Litteraturverzeichnis (263).

Tafelerklärung (265).